

# **UV-SZÍNEZET: SZEXUÁLIS SZELEKCIÓ ÉS ANYAI BEFEKTETÉS A ZÖLD GYÍKNÁL (*LACERTA VIRIDIS*)**

**Doktori értekezés**

készítette:

**Bajer Katalin**

Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék  
Eötvös Loránd Tudományegyetem

Témavezetők:

**Prof. Dr. Török János**

**Dr. Herczeg Gábor**

**Zootaxonómia, Állatökológia, Hidrobiológia Program**

Programvezető: Prof. Dr. Török János

**Biológia Doktori Iskola**

Iskolavezető: Prof. Dr. Erdei Anna

Budapest, 2013

# Tartalomjegyzék

1 Bevezetés .....	4
1.1 Szexuális szelekció és szignalizáció .....	4
1.2 A színezet kialakulása .....	8
1.3 A szignalizáció költsége .....	10
1.4 Anyai hatások .....	12
1.5 Az UV-színezeti szignálok jelentősége hullóknél .....	14
1.5.1 Intra- és interszexuális szelekció .....	14
1.5.2 A szignalizáció költségvonzata .....	15
1.5.3 Anyai befektetés .....	17
2 Célkitűzések .....	18
2.1 Párválasztási preferencia .....	18
2.2 Hím-hím versengés .....	19
2.3 Színfejlődés .....	19
2.4 Anyai befektetés .....	20
3 Módszerek .....	22
3.1 A vizsgálati terület és a vizsgált faj .....	22
3.2 Általános módszerek .....	24
3.2.1 Terepi módszerek .....	24
3.2.2 Morfológiai és színezeti változók mérése .....	25
3.3 Kísérleti és statisztikai módszerek .....	26
3.3.1 Nőstények párválasztása .....	26
3.3.2 Hím-hím versengés .....	32
3.3.3 Színfejlődés .....	34
3.3.4 Anyai befektetés .....	36

4	Eredmények.....	41
4.1	Nőstények párválasztása .....	41
4.2	Hím-hím versengés .....	42
4.3	Színfejlődés .....	45
4.4	Anyai befektetés .....	47
5	Értékelés.....	53
5.1	Az UV-színezet szerepe a szexuális szelekcióban.....	53
5.3	Az UV-színezet költsége.....	58
5.4	Az UV-színezet szerepe az anyai befektetésben .....	61
6	Kitekintés .....	66
7	Irodalomjegyzék.....	70
8	Publikációk és kéziratok .....	87
	Összefoglaló.....	89

# 1 Bevezetés

## 1.1 Szexuális szelekció és szignalizáció

A különböző szaporodási sikert eredményező tulajdonságok eltérő gyakorisággal adódnak tovább a következő generációba, aminek eredményeként a viselőjüknek nagyobb szaporodási sikert kölcsönző tulajdonságok kifejezetté válnak, és elterjednek a populációban (Trivers 1972). A szexuális szelekcióra az anizogámia teremt lehetőséget, vagyis az eltérő szülői befektetés az utódok létrehozásába (Kodric-Brown 1987): a klasszikus elképzelés szerint a himivarsejt igen kisméretű és gyakorlatilag nem tartalmaz tápanyagot, a hímek viszonylag alacsony energiabefektetéssel hatalmas mennyiséget képesek előállítani belőle. A petesejt ezzel ellentétben nagyméretű, és sok tápanyagot tartalmaz, így a nőtények csak korlátozott mennyiségben képesek létrehozni. Ugyanakkor a hímek számára az ejakulátum előállítása magas költségekkel járhat (Olsson & Madsen 1997; Sella & Lorenzi, 2003), és a hímek is lehetnek ivarsejt- limitáltak (Hettyey *et al.* 2009b, 2012) Mindezek miatt a hímek életük során potenciálisan igen nagyszámú petesejt megtermékenyítésére képesek, s így a realizált szaporodási események számától függően a szaporodási siker igen széles tartományban változhat (Bateman 1948). Ezzel ellentétben a nőtényeknek csak korlátozott számú ivarsejt áll a rendelkezésére, és a legtöbb faj esetében elmondható, hogy a különböző partnerekkel történő párzások számának növelésével a szaporodási siker nem növelhető jelentős mértékben (Bateman 1948, Trivers 1972). A belső megtermékenyítésű fajokat tekintve egyéb fiziológias kényszerek is fennállnak, hiszen ezeknél az utódok a nőtény testén belül fejlődnek. Ebből adódóan a nőtények a szaporodási sikerüket úgy növelhetik, ha több utódot hoznak létre, vagy ha az utódokba több energiát investálva növelik azok túlélésének esélyét vagy jövőbeli szaporodási sikerét (Trivers 1972). Az eltérő szülői befektetés következménye a szexuális konfliktus, amely során mindkét ivar tagjai igyekeznek maximalizálni a szaporodási sikerüket, ami azonban a hímek és nőtények esetében eltérő módon, egymással ellentétes módon valósulhat meg (Andersson 1994). A szexuális szelekció erősségét a populációban több tényező befolyásolja. Minél nagyobb lehet egy ivaron belül a versengő egyedek szaporodási sikerének varianciája (vagyis minél nagyobb a különbség a sikeres és kevésbé sikeres egyedek szaporodási sikere között), illetve minél inkább különbözik a két ivar szaporodási ráfordítása az utódok létrehozása tekintetében, valamint

minél inkább eltolódik az effektív ivararány az 1:1-től, annál erősebb szelekció hat az egyedekre (Emlen & Oring 1977, Krebs & Davies 1981).

Darwin (1871) szexuális szelekciós elmélete az olyan feltűnő jellegek kialakulását igyekezte megmagyarázni, amelyek valamilyen, csökkent túlélésben jelentkező költséget rónak a viselőjükre. Noha a szexuális és a természetes szelekció ugyanabba az irányba is hathat, ezekben az esetekben az ellentmondást a szaporodás és a túlélés közti negatív kapcsolat (trade-off) magyarázza, ugyanis az ilyen bélyegek a túlélést csökkentő költségeik mellett valamilyen szaporodási sikert növelő előnyöket kölcsönöznek a viselőjüknek, s az előnyök és költségek arányának változása alakítja a bélyegek evolúcióját (Andersson 1994, Andersson & Iwasa 1996). A klasszikus megközelítés szerint (Darwin 1871) szexuális szelekció kétféle mechanizmuson keresztül valósul meg: az intraszexuális szelekció (nemen belüli versengés) során (általában) a hímek versengenek egymással a szaporodási lehetőségért, az interszexuális szelekció (párválasztás) során pedig általában a nőtények választanak a hímek közül (Andersson 1994).

A szignalizáció során az olyan vizuális, akusztikus vagy olfaktórikus jellegek és viselkedési formák, amelyek előnyösek lehetnek az intra- és/vagy interszexuális szelekció során, a fenotípusos kondíciót, illetve a szociális vagy reprodukív státuszt jelző szignálokként működhetnek (Andersson 1994, Cuthill *et al.* 2000, López *et al.* 2002, Hunt *et al.* 2004). Az intraszexuális szelekció során kialakult bélyegek nemcsak versengési képességet jelezhetnek, hanem például agressziót is (Rohwer 1982, Maynard Smith & Harper 1988, Johnstone & Norris 1993), amely nem feltétlenül arányos a testmérettel (Maynard Smith 1982; Maynard Smith & Harper 1988; Johnstone & Norris 1993). Az ilyen másodlagos nemi jellegek alapján az azonos ivarú egyedek megbecsülhetik a vetélytárral való versengés kimenetét, és elkerülhetik a költséges összecsapást, valamint csökkenthetik a sérülés valószínűségét és csökkenthetik az ilyenkor megemelkedő predációs kockázatot (Rohwer 1975). Ezek a státusz szignálok annál hatékonyabbak, minél nagyobb a versengő egyedek által viselt jelzések intenzitása közötti aszimmetria (Maynard Smith & Harper 1988). Az irodalomban sokszor különbséget tesznek a párválasztási preferencia során szerepet játszó bélyegek, ún. „díszek”, illetve a hím-hím versengés során szerepet játszó bélyegek, a „fegyverek” és „státusz szignálok” között (Berglund *et al.* 1996). Ugyanakkor sok olyan tanulmány létezik, amelyek a hím-hím versengésben és a párválasztási preferenciában egyaránt fontos bélyegek létezésére utalnak (Kodric-Brown & Brown 1984, Beani & Turillazzi 1999). Emellett az is igaz, hogy a hím-hím versengésben sikeresebb hímek magasabb szaporodási sikert realizálhatnak a többi

hím kompetitív kizárásával (pl. Olsson 1994), másrésről viszont a nőtények nem feltétlenül az agresszívbab, domináns hímeket preferálják (Quarnström & Forsgren 1998).

Azoknál a fajoknál, ahol a párzási rendszer nagyrészt hím kontroll alatt áll, a hímek aktívan kutatnak a receptív nőtények után, és csak kis valószínűséggel alakulhat ki párválasztás (Fitze *et al.* 2005). Ezeknél a fajoknál a nőtények többszörös párzással, és spermium szelekcióval (Olsson & Madsen 1995, 1998), illetve nem megfelelő partnerrel való párzás kényszere esetén a peterakás késleltetésével és / vagy kevesebb pete lerakásával, és újbóli párosodással (Hettyey *et al.* 2009a) növelhetik a szaporodási sikerüket. Az aktív párválasztást mutató fajoknál a nőtények a hím bélyeg becslése alapján információt nyerhetnek a hímmel való párzásból származó előnyökről. Ezek az előnyök lehetnek közvetlenek, amennyiben a bélyeget viselő hím például több táplálékot vagy nagyobb védelmet képes nyújtani a nőténynek és az utódoknak (Calsbeek & Sinervo 2002). Ez utódgondozó fajoknál jelentheti a hím jobb táplálékfordási képességét, territorális fajoknál pedig a territórium jobb minőségét (jobb táplálékellátottság, több alkalmas búvóhely). Az ivadékföldozási képesség szignalizációjára vonatkozóan leginkább a madarak köréből ismerünk példákat. Az intenzívebb színezet utalhat arra, hogy a hím a tojások inkubálási ideje alatt nagyobb intenzitással hordja a táplálékot az inkubáló tojónak, valamint a későbbiekben a kikelő fiókákat is intenzívebben eteti (Siefferman & Hill 2005a). A territórium táplálékellátottságának és a szülők táplálékkeresési hatékonyságának tipikus állapotjelzői lehetnek a karotinoid alapú színezeti bélyegek, mivel ezeket a pigmenteket az állatok nem képesek *de novo* szintetizálni, emellett azonban a táplálékból való kinyerés hatékonysága nagyban függ az egyed fiziológiás állapotától és parazitáltságától (Houde 1997, Hill 2002). A nem utódgondozó fajok esetében, illetve az esetben, ha a hím nem vesz részt az utódok földozásában, a szignálok információtartalma elsősorban közvetett előnyökre, vagyis a hím genetikai minőségére vonatkozhat (López *et al.* 2002, López & Martín 2005, López *et al.* 2006, Martín & López 2008). Ugyanakkor ilyen esetben is lehetségesek közvetlen előnyök, például, a hím nagyobb megtermékenyítőképessége, (Sheldon 1994, Birkhead & Fletcher 1995). A genetikai minőség nem más, mint egy egyed rátermettségére ható additív genetikai tulajdonságok összessége (Hunt *et al.* 2004). A rátermettséget mérni nehezen megoldható feladat, így azt annak különböző komponenseivel (pl. szaporodási siker, viabilitás) szokták becsülni. Amennyiben a bélyeg és az ahhoz kapcsolódó, rátermettség-növelő tulajdonság kapcsolatan öröklődik, úgy a bélyeg alkalmas lehet a genetikai minőség becslésére. Ezek az ún. indirekt, genetikai előnyök több módon növelhetik a nőtény szaporodási sikerét: egyrészt, a „jó gén” elmélet szerint (Trivers 1972) a jelzés utalhat arra, hogy a hím a túlélési

valószínűséget növelő, jó minőségű génekkel rendelkezik, vagyis a vele való párbaállás nagyobb, több túlélő utód létrehozását eredményezi (Iwasa *et al.* 1991). A „kompatibilis gén” elmélet szerint a genetikai állománnyal öröklődő pozitív tulajdonságok nem additívak, hanem bizonyos allélkombinációk kialakulása vezet az utódok megnövekedett minőségéhez (Pialek & Albrecht 2005, Mays *et al.* 2008 ). Vagyis a nőtény a saját genetikai állományával leginkább kompatibilis genetikai állományt hordozó hímet választja (Hettyey és mtsai összefoglalója, 2010). Ezek az elméletek tehát a rátermettség két komponense közül a túlélés komponens növelésén keresztül hatnak az utódokon. Végső soron természetesen a „jó gének” túlélést segítő hatásai is a szaporodási siker növelését eredményezik, hiszen a megélt szaporodási eseményekkel nő a rátermettség. A „sexy son” elmélet szerint abban az esetben, ha egy bélyeg és annak preferenciája kapcsoltan öröklődik a populációban, úgy az adott bélyeg elterjedhet, és egyre kifejezettebbé válhat. Ez a folyamat mindaddig folytatódhat, amíg a bélyeg viselésének költségei meg nem haladják az előnyöket (Fisher-féle elfutó szelekció) (Fisher 1915, 1930). Ilyenkor az apa az attraktivitását hím ivarú utódaiba is átörökíti, így azok rátermettsége szintén megnövekedhet. Ez az elmélet tehát a másik rátermettség-komponens, a szaporodási siker növelésén keresztül hat az utódokra. Ezen mechanizmus során jött létre például a hím pávák színpompás és hatalmas faroktollazata, mely jelentősen csökkenti a hímek túlélését, ugyanakkor preferált bélyeg a tojók körében (Petrie 1994).

A minőségjelző bélyegek többszörös jelzések komponenseiként is funkcionálhatnak. Egy laposgyík faj, a *Platysaurus broadley* hímjeinek testmérete és torokfoltjának színintenzitása például egyaránt fontos dominanciarang-jelző bélyeg, és a színezet mint a testméret becslésének erősítője funkcionálhat (Stapely & Whiting 2006). Az eltérő modalitású jelzések különböző kontextusokban vagy különböző hatótávolságokban tölthetik be ugyanazt a jelzőfunkciót, az információ átadásának hatékonyságát növelve. Egy gekkófaj (*Ptenopus garrulus garrulus*) nagyobb testű hímjei például alacsonyabb frekvenciájú hanggal jelzik jobb kompetíciós képességüket, amelynek következtében a kisebb testű egyedek elkerülik őket, és nem bocsátkoznak felesleges harcba (Hibbits *et al.* 2007). A hangjelzés mellett a domináns hímek sárga torokfoltjának kiterjedtsége vizuális dominanciarang-jelzőként működik (Hibbits *et al.* 2007). A különböző taxonokban az eltérő modalitású szignálok nem azonos gyakorisággal alakunak ki, így például az akusztikus szignálok elsősorban kétélűtükre (Ryan & Wilczynski 1991, Ryan 1992), madarakra (Catchpole 1987, Garamszegi & Møller 2004) és emlősökre jellemzőek (Semple *et al.* 2000), de – amint a fenti példa is mutatja – hüllőknél is előfordulnak (Hibbits *et al.* 2007). Olfaktórikus jelzéseket a gerincesek között elsősorban emlősöknél (Blaustein 1981), de halaknál (Hankison & Morris 2003, Fisher & Rosenthal

2006), kétéltűeknél (Waldman & Bishop 2004, Marco *et al.* 2010), és hüllőknél (López *et al.* 2006, Martín & López 2008) is találunk, a vizuális szignálok azonban minden csoportban igen elterjedtek (Endler 1980, Hill 1991, Cuthill *et al.* 2000, Lebas & Marshall 2001, Siebeck 2004). Ezek közül is a színezet az, amelyet a legkevésbé ismerünk, mivel a színezeti jellemzők objektív kvantifikálására sokáig nem volt lehetőség. Az utóbbi évtizedben a modern műszeres eljárások elterjedésével ezen jellemzőknek a szignalizációban betöltött szerepe is vizsgálhatóvá vált (pl. Andersson & Prager 2006). Értekezésemben egy színezeti szignál szerepét vizsgálom egy hüllőfaj szexuális szelekciójának és szignalizációjának különböző aspektusaiban, valamint a szaporodási teljesítmény alakulásában.

## 1.2 A színezet kialakulása

Az állatok színezete alapvetően kétféle mechanizmuson keresztül jön létre (értekezésemben a biolumineszcenciát és fluoreszcenciát nem tekintem színezetnek): fényelnyelő molekulák (pigment alapú színezet) és a köztakaró vagy tollazat fényvisszaverő mikrostruktúrái (struktúrszínezet) segítségével (Senar *et al.* 2003, Grether *et al.* 2004). A pigmentek a teljes színspektrum (320-700 nm) egyes tartományaiban szelektív hatékonysággal képesek fényt abszorbeálni, ami az eltérő színek kialakítását eredményezi. A gerinces állatokban a köztakaró három, egymás alatt elhelyezkedő rétege alkotja a dermális kromatofór egységet, amely a színezet létrejöttében szerepet játszó ún. kromatofór sejteket tartalmazza (Grether 2004). A vörös, sárga és narancssárga színek létrejöttéért felelős xantofórok és eritrofórok karotinoidokat és pteridineket tartalmaznak. A karotinok abszorpciós maximuma a 400-500 nm-es, a pteridineké 340-500 nm-es tartományban található. A melanofórok a halak, kétéltűek és hüllők esetében kizárólag melaninpigmentet tartalmaznak, amely a teljes látható tartományban (400-700) és az ultraibolya tartományban (320-400) is abszorbeál, így ez okozza a költakaró színárnyalatának sötétedését, nagy mennyiségben előfordulva barna, illetve fekete színt hozva létre (Fuji 1993). A leukofór sejtekben purint, szintelen pteridint, illetve citoplazmát tartalmazó vezikulák találhatók (Takeuchi 1976, Fuji 1993, Oliphant & Hudson 1993), és általában fehér színűek. Az iridofór sejtekben guanin, hipoxantin vagy húgysav kristályokat lehet megfigyelni szabályos elrendeződésben. Ezeknek a mikrostruktúráknak a szabályos elrendeződése eredményezi azt a fényvisszaverést (a sík felületek révén) és fényszórást (az élek és csúcsok révén), amely a kromatikus struktúrszínezetet hozza létre (amelynek valamely hullámhosszon reflektanciacsúcsa van, pl. kék szín). A költakaró különböző felületi képződményei okozta



random fényszórás eredménye az irizáló színezet, amely esetén a felületen érzékelt szín a megfigyelés szögétől függően folyamatosan változik (Parker 1998). Ezek az ultrastruktúrák igen sokfélék lehetnek, például többrétegű vékonyfilm-reflektorok (Grether *et al.* 2004, Ghiradella *et al.* 1972, Parker *et al.* 1998), különböző típusú felületi fényszóró rácsszerkezetek (diffrakciós rácsok és Bragg rácsok, Parker 1998) és kristályok (Vértesy *et al.* 2006), szabályos elrendeződésű nanoméretű gömbök (Prum *et al.* 2004) és kollagén rostok (Prum & Torres 2003, 2004). Noha az esetek túlnyomó többségében a struktúrszínezet (irizáló, kék, ultraibolya [UV]) kizárólag ezek a fényszóró vagy fényvisszaverő ultrastruktúrák hozzák létre, léteznek kék szint létrehozó pigmentek is, amelyek azonban csak néhány taxonnál fordulnak elő, és működési mechanizmusukról is csak keveset tudunk. (Needham 1974, Goda & Fujii 1995).

A pigmentmolekulák szelektív fénynyelése és a fényvisszaverő struktúrák együttesen alakítják ki a szemlélő által érzékelt színezetet (dermális kromatofór egység modell, Grether 1994). A dermális kromatofór egység minden taxonban megtalálható részei a kültakaró külső rétegeitől befelé haladva a xantofór sejtek rétege, az iridofór sejtek rétege és a melanofór réteg. Ezek alatt a békák és gyíkok köztakarójában egy további, kötőszövetes fényvisszaverő réteg is található a hipodermisben, mely nem tartalmaz pigmentsejteket. A kültakaróba beérkező fény rövid hullámhosszú tartományát (ultraibolya és kék) a xantofór réteg karotinoid és pteridin pigmentjei abszorbeálják. A xantofór rétegen keresztülhaladó fény egy részét az iridofór sejtekben található ultrastruktúrák verik vissza a környezetbe. Az a fénymennyiség, amely ezen a rétegen is keresztüljut, vagy elnyelődik a melanofór réteg teljes tartományban abszorbeáló sejteiben, vagy a legalsó, kötőszövetes reflektív rétegről verődik vissza, és a három sejtrétegen keresztülhaladva jut ki a külvilágba. Az iridofór sejtréteg struktúráinak szerveződése nemcsak a struktúrszínnek létrejöttében fontos, hanem a pigment alapú színezet kialakulását is befolyásolja. Az ultrastruktúrák szabálytalan, diszpergált elrendeződése a xantofór rétegben található pigmentek mennyiségétől függően sárga, narancs, vagy vörös színezetet eredményez. Amennyiben azonban a struktúrák szabályos elrendeződésben, illetve aggregáltan helyezkednek el a sejten belül, akkor konstruktív interferencia révén kromatikus strukturális színezet jön létre, ha a felső rétegből hiányzanak a xantofór sejtek. A xantofór réteg fénynyelő pigmentsejtjeinek és az iridofór réteg konstruktív interferenciájának együttes eredményeként alakul ki a zöld, illetve zöldeskék színezet (Lannoo 2008).

### 1.3 A szignalizáció költsége

Az ivari jelzések őszintén jelezhetik az egyedi minőséget, amennyiben a kialakításuk és/vagy fenntartásuk költséges, és csak a jobb minőségű egyedek képesek intenzíven kialakítani őket (Zahavi 1975, Grafen 1990). A pigment alapú és a strukturális színek különböző, eltérő energetikai igényű folyamatok során jönnek létre, amelyeknek eltérő költségvonzatai lehetnek, ezért az egyedi minőség különféle aspektusairól nyújthatnak információt (McGraw *et al.* 2002, Senar *et al.* 2003).

A szignalizáció közvetlen költségeit elsősorban a bélyeg kialakításának és fenntartásának fiziológiás kényszerei jelentik, amelyek csökkentik a túlélés valószínűségét, valamint a jövőbeli szaporodási sikert (Møller & De Lope, 1994, Mappes *et al.* 1996, Kotiaho 2000). A fiziológiás kényszerek jelentkezhetnek megnövekedett energia ráfordítási igényben, amikor a jelzés kialakítása speciális táplálkozást igényel (Lim & Li 2007). Tipikus példája ennek a karotinoid, illetve a melanin alapú színezet, amelynek kialakítási és fenntartási költségeit sok taxon esetében vizsgálták, elsősorban halaknál és madaraknál (Endler 1980, Hill 1991, Jawor & Breitwisch 2003, del Cerro 2010). A karotinoidok limitált elérhetősége miatt a karotin alapú színezet a kondíciónak és az élőhely táplálékgazdagságának megbízható jelzése lehet (Hill 2002). A melanin pigmenteket az állatok képesek előállítani a szervezetükben (Jawor & Breitwisch 2003), azonban a melanin színezet kialakítására így is több limitáló tényező hat. Egyrészt, az előállításához fémionok szükségesek, amelyek magas koncentrációban toxikus hatásúak. Ezenkívül különböző nemi hormonok, pl. a tesztoszteron is, serkentik a melanin szintézisét a kromatofór sejtekben, a magas tesztoszteronszint azonban immunszuppresszív hatású, s ezáltal egy bizonyos fiziológiás szint fölött jelentősen csökkenti az egyed túlélési valószínűségét (Jawor és Breitwisch 2003). Ennek következtében intenzív melaninszínezet kialakítására csak a jobb túlélőképességű, életképebb egyedek képesek, s így a melaninszínezet őszinte minőségjelző szignálként működik (McGraw 2003).

Az ivari jelzések kifejezésének költsége közvetett módon elsősorban a fenntartáshoz kapcsolódó kényszerekből adódhat, például ha az intenzívebb bélyeget viselő egyedekkel szemben a versengő ellenfelek nagyobb mértékű agresszióval lépnek fel (Borgia 1985, Simmons és Bailey 1993). Egy bordásgyíkfajnál (*Psammodromus algirus*) például a hímek az ivarérettségük első évében nem fejlesztenek ivari színezetet, csak a második évben jelenik meg az intenzív narancsszínű torokfolt. A bélyeget nem viselő egyedek irányába a nagytستű, díszet viselő hímek csökkent agressziót mutatnak (Martín és Forsman 1999), így a szociális dominanciarang-jelző bélyeg kialakításának késleltetése feltehetően a hím-hím versengés

energiaráfordítását mérsékli. A megtakarított idő és energia pedig más, rátermettségnövelő viselkedésre, például a fertilis nőtények felkutatására fordítható. Egy másik közvetett kényszer lehet a dísz viselő egyedek nagyobb feltűnősége, ami két szempontból is költséges. Egyrészt a ragadozó fajok prédaejtési sikere csökkenhet, ha az ivari jelleg a prédafaj számára is érzékelhető, ami végső soron megnövekedett mortalításban nyilvánulhat meg, ahogyan ezt egy szitakötőfajnál (*Hetaerina americana*) találták (Grether 1997). A nagyobb feltűnőség ugyanakkor megnövelheti a bélyeget viselő egyedet érő predációs kockázatot és parazitáltságot is, ugyanis sok predátor és parazitafaj a prédáját illetve gazdafaját annak ivari jelzései alapján lokalizálja (Zuk & Kolluru 1998, Kotiaho 2001), ezáltal a feltűnőbb ivari jelzést viselő egyedeket a ragadozók és paraziták nagyobb valószínűséggel ejtik zsákmányul vagy parazitálják (Moodie 1972, Tuttle és Ryan 1981, Olsson 1993). Így elmondható, hogy a predációból és a parazitáltságból származó megnövekedett mortalitás evolúciós léptékben is fontos direkt költséget jelenthet az ivari jelzések használata tekintetében (Kotiaho 2001).

Az emberi szem számára láthatatlan strukturális színezet, az UV-színezet potenciális intra- és interszexuális szelekcióbeli szerepével foglalkozó tanulmányok csupán az utóbbi évtizedben jelentek meg, hiszen korábban a technikai feltételek hiánya miatt nem volt lehetséges az UV-tartományú bélyegek reflektanciájának műszeres kvantifikálása. Ezután kiderült, hogy az UV-tartományban általunk szabad szemmel nem érzékelhető vizuális csatornákon keresztül ugyanolyan elterjedt lehet a szignalizáció, mint a látható tartományban (pl. Lim & Li 2007, Kemp 2008, Rick & Bakker 2008). A költségesség és őszinteség tekintetében még kevesebb az információnk, hiszen a csekély számú korrelatív vizsgálat (pl. Keyser & Hill 2000, Griggio *et al.* 2010) mellett alig találunk manipulatív kísérletes megközelítést alkalmazó tanulmányokat (Kemp 2008). Ezen szignálok költségvonzatainak megítélése általában is jóval problematikusabb, hiszen például nem mindig ismert, hogy az adott bélyeg mennyire feltűnő a viselője predátorai számára (érzékelik-e az UV-tartományt). Továbbá, a struktúrszínezet létrehozásában nem játszanak szerepet pigmentek, így kialakításukat sokáig nem tekintették energetikailag költségesnek (Prum & Torres 2004). Ennek ellenére a közelmúltban végzett tanulmányok alapján arra lehet következtetni, hogy a struktúrszínezet kialakítása és fenntartása a pigment-alapú színezetéhez hasonló költségekkel bírhat. Egyes madárfajokat érintő vizsgálatok szerint például a kevés vagy rossz minőségű táplálék, valamint a nagyobb parazitáltság csökkent struktúrszín-intenzitást eredményezett, valamint más fajok strukturális színezete kondíciófüggőnek bizonyult (Keyser & Hill 2000, McGraw *et al.* 2002). Továbbá, pozitív kapcsolatot találtak a struktúrszínezet és az immunválasz erőssége között madarak és gyíkok esetében is (Griggio *et al.* 2010, Martín &

López 2009), valamint egyes gerinctelenek struktúrszínezete is táplálkozási kondíciófüggést mutatott (Lim & Li 2007, Kemp & Rutowski 2007, Kemp 2008). A struktúrszínezet kialakítására és fenntartására tehát különféle környezeti és fiziológiai kényszerek hathatnak, így viselése a pigmentális színezettel összemérhetően költséges lehet (Prum 2006).

#### 1.4 Anyai hatások

Az életmenet-elmélet szerint a szülők jelenlegi, valamint a jövőbeli szaporodása és túlélése között negatív kapcsolat áll fenn, mivel minden jelenbeli szaporodás költséget jelent, ami csökkenti a jövőbeli szaporodás valószínűségét, valamint a szaporodó egyed túlélését (Williams 1966). Amennyiben a szaporodás költséges, a szülők nagyobb mértékben fektetnek a jelenlegi szaporodásba, ha az ezáltal nyerhető előnyök relatíve magasak (Stearns 1989, Roff 2002). Ezért a nőtények a saját reprodukciós ráfordításukat az utódok minőségének és létrehozásuk költségeinek, valamint a jövőbeli, potenciális utódok várható minőségének megfelelően teszik meg (Trivers 1972). Az attraktív hímmel való párzás közvetett és közvetlen előnyei, valamint az öröklődésük (amennyiben ez lehetséges, pl. viabilitás) mértéke, nagyban befolyásolja az utódminőséget, ami a többször szaporodó fajoknál differenciális allokációhoz vezet a partner minőségének függvényében. Az eddig végzett korrelatív és manipulatív vizsgálatok alapvetően két stratégiát különítettek el:

A pozitív differenciális allokáció (Burley 1988) előfordulása akkor valószínű, ha jelentős variancia mutatkozik a hím minőségben (és emiatt feltehetően a jövőbeli partnerek attraktivitása is eltérő lesz). Ebben az esetben a nőtények inkább a jelenlegi szaporodási partnerük szexuális vonzereje alapján allokálnak, és a vonzóbb partner utódaiba több energiát fektetnek. A nagyobb mértékű allokáció megnyilvánulhat több vagy nagyobb utódok/tojások létrehozásában, illetve a tojásrakó fajoknál a tojássárgája különböző anyagainak felszaporításában (Sheldon összefoglalója, 2000). Mivel e tekintetben leginkább a madarakat vizsgálták, a legtöbb eredmény ebből a taxonból származik: pl. tőkés récénél (*Anas platyrhynchos*, Cunningham & Russel 2000), kormos légykapónál (*Ficedula hypoleuca*, Osorno *et al.* 2006) vagy struccnál (*Struthio camelus*, Bonato *et al.* 2009) az attraktívabb hímmel párba állt tojók nagyobb vagy nehezebb tojásokat raktak. Ugyanakkor olyan tanulmányok is születtek, ahol nem találtak összefüggést a hím attraktivitása és az anyai invesztálás mértéke között (Hargitai *et al.* 2005, Michl *et al.* 2005, Parker 2003). Abban az esetben, ha a pározó partner attraktivitása csak az egyik ivarú utódok számára nyújt rátermettségelőnyt, úgy a megnövelt energia allokáció elsősorban csak a szóban forgó ivarú

utódokat érinti („ivari allokáció” Charnov 1982).

A kompenzációs stratégia (Sheldon összefoglalója 2000, Bluhm & Gowaty 2004, Gowaty *et al.* 2007, Gowaty 2008) kialakulására akkor számíthatunk, ha a nőténynek nincs lehetősége választani a szaporodó partnerek közül, és kénytelen a nem preferált hímekkel párosodni. A kényszerek megnyilvánulhatnak például a kikényszerített párzásban (Markow 2000) vagy a nőtények limitált diszperziós képességében (Byers *et al.* 2006). Az elmélet szerint a nem preferált hímekkel való párzás negatívan befolyásolja az utód minőségét (Gowaty *et al.* 2007). Ebben az esetben a nőténynek a rosszabb minőségű partnertől származó utódok létrehozása érdemes többlet investálni, ezzel növelve az utódok túlélésének valószínűségét. Így még a kényszerek mellett is a preferált hímekkel való párzáshoz hasonló szaporodási sikert érhetnek el (Michl *et al.* 2005, Navara *et al.* 2006, Gowaty *et al.* 2007, Bolund *et al.* 2009). Az utódminőségre nem kizárólag a szülők genotípusa van hatással, hanem az ontogenezis során az embrióra érő környezeti hatások is, amelyek nagymértékben befolyásolják az utód rátermettségét. A születés előtti környezetet elsősorban az anya fenotípusa jelenti, ezért a nőtény fenotípusának az utód fenotípusára gyakorolt hatásait „anyai hatásoknak” nevezzük (Bernardo 1996, Mousseau & Fox 1998). A tojásrakó fajok esetében az utódok a nőtény testén kívül fejlődnek, így esetükben a tojás minősége fontos rátermettség-komponens, amelynek segítségével az anya az utódok túlélését befolyásolja. Első megközelítésben a tojás mérete és tömege azok a jellemzők, amellyel a tojásmínőség becsülhető, s amelyben rendkívül nagy fajon belüli varianciát tapasztalunk (Williams 1994). A nagyobb tojásoknak általában nagyobb a szárazanyag- és energiatartalma. A tojás szárazanyagát elsősorban a fehérjék és lipidek adják. A nagyobb tojásokból kikelő utódok túlélési valószínűsége az első, legkritikusabb napokban magasabb (Christians 2002). Az utódminőséget növelő anyai hatások a tojásba juttatott különböző mikrotápanyagokon keresztül is érvényesülhetnek. Ezek lehetnek hormonok (Schwabl 1993, Lovern & Vade 2003), különböző immunanyagok (Saino *et al.* 2002b), vitaminok (Dierenfeld *et al.* 2002), illetve karotinoidok (Saino *et al.* 2002), melyek növelhetik a fejlődő embrió túlélésének valószínűségét.

A tojásmínőséget befolyásoló proximális kényszerek abból adódnak, hogy a nőténynek saját szervezete raktáraiból, rövid idő alatt kell relatíve nagy allokációt realizálnia a tojásrakáskor (Monaghan *et al.* 1998). Ez adódik egyrészt a tojásképzés energiaszükséglete miatt, másrészt az egyes mikrotápanyagok limitált hozzáférhetősége miatt. Erre jó példa a karotinoidok, amelyek a környezetben limitált mennyiségben fordulnak elő (Biard *et al.* 2005), és a nőtény saját életteni funkcióinak ellátásához is szükségesek, mint antioxidánsok (Surai *et al.* 1996; Edge *et al.* 1997) és immunerősítők (Bendich 1986). Mindezek

eredményeképp nem minden nőtény képes egyenlő mértékben befektetni a fészekaljok létrehozásába; ehelyett a saját élettani állapotának, valamint a szaporodásból nyert jelenlegi és jövőbeli rátermettség-haszon, és -költségek figyelembevételével optimalizál. Az anyai befektetést elsősorban korrelatív megközelítéssel vizsgálták (pl. Sinervo 1990, Kaplan 1992, Gil *et al.* 1999, Kolm 2001, Cunningham & Russell 2000, Saino *et al.* 2003), amelynek során az utódminőséget potenciálisan befolyásoló környezeti faktorok hatásait nehéz figyelembe venni és ezekre korrigálni. Továbbá, mivel a természetben az egyedek gyakran nem random módon párzanak, a korrelatív vizsgálatokban további problémát jelent a vizsgált tulajdonsággal potenciálisan összefüggő egyéb tulajdonságoknak a preferenciára és így az anyai befektetés mintázataira gyakorolt hatásának kiszűrése. A környezeti faktorokból és a nem random párzásból fakadó hatások kiküszöbölésére a legalkalmasabb módszer, ha a nőtényeknek elérő minőségű hímeket ajánlunk fel a bélyeg valamiféle manipulálásával vagy a szaporodási mintázatok manipulálásával (Sheldon összefoglalója, 2000). A him ivari jelzésektől függő differenciális anyai befektetést vizsgáló manipulatív kísérleti megközelítést alkalmazó vizsgálatok ritkák (Uller *et al.* 2005, Delhey *et al.* 2007, Limbourg *et al.* 2011), annak ellenére, hogy a reprodukció különböző fázisainak (párasz, tojásképzés, utódgondozás) relatív költségvonzatait csak ilyen módon ismerhetjük meg, ami viszont rendkívül fontos a különböző reprodukciós stratégiák evolúciójának megértéséhez.

## **1.5 Az UV-színezeti szignálok jelentősége hüllőknél**

### ***1.5.1 Intra- és interszexuális szelekció***

Annak ellenére, hogy a szexuális szelekciót rendkívül sok aspektusból, számos taxonon és viszonylag régóta vizsgálják (Andersson 1994), a hüllőkről igen kevés információ áll a rendelkezésünkre. Annál is inkább meglepő ez a helyzet, mivel a hüllők több szempontból is ideális modellfajai lehetnek az ilyen irányú kutatásoknak; számtalan potenciálisan jelzésként funkcionáló színompás mintázatot, változatos viselkedési formákat láthatunk a körükben, emellett az intraspecifikus kommunikáció a kémiai szignálok használatára is kiterjed (pl. West-Eberhard 1983, LeBas & Marshall 2000, López & Martín 2005, Kopena *et al.* 2009, Martín & López 2009). A hüllők színezeti bélyegeinek jelentőségét eleinte leginkább a dísz kiterjedtsége tekintetében vizsgálták (Olsson 1994), a színezet spektrális összetételének objektív, műszeres mérése csak később került előtérbe (de ld. Finger & Burkhardt 1994). A színezeti bélyegek információtartalmát illetően a hím-hím versengés

kontextusában több ismeretünk van (Whiting *et al.* 2006), míg a nőtények párválasztásában betöltött funkciójáról kevesebbet tudunk. Noha a hölgyválasz sok taxon esetében elterjedt jelenség (Andersson 1994), hüllőknél csak ritkán sikerült kimutatni (Olsson & Madsen 1998). Annak ellenére, hogy ebben a taxonban (elsősorban a gyíkoknál) igen gyakori az ivari dikromatizmus, illetve a szaporodási szezonban viselt nászszínezet, csak kevés tanulmány vizsgálta a vizuális stimuluson alapuló párválasztást, ezek is elsősorban a hím nagyobb testméretét találták attraktív bélyegnek (Cooper & Vitt 1993, Martín & Forsman 1999), a színezet összefüggésében pedig a színes folt kiterjedtségét (Hamilton & Sullivan 2005, Olsson *et al.* 2005). A színezeti jellemzők (pl. színintenzitás, relatív színintenzitás, színárnyalat), szerepére csak néhány olyan faj esetében találtak bizonyítékot, ahol az ivari szerepek felcserélődtek (Weiss 2002, Weiss 2006, Lebas & Marshall 2000).

Az emberi szem számára láthatatlan bélyegek, így az UV-színezet hüllők körében betöltött szerepéről még kevesebbet tudunk. Az utóbbi évtizedben végzett vizsgálatok felfedték, hogy az UV-alapú jelzések az UV-percepcióra képes madaraknál és halaknál a szexuális szelekció során minőségjelző ivari szignálként működnek (pl. Hunt *et al.* 1999, Cuthill *et al.* 2000, Smith *et al.* 2002, Siebeck 2004, Rick & Bakker 2008). Hasonló összefüggést feltételezhetünk a gyíkoknál is az alapján, hogy az összes eddig vizsgált faj képes az UV-érzékelésre (Fleishman *et al.* 1993, Loew *et al.* 2002), valamint hogy több gyíkfaj kifejezett ivari dikromatizmust mutat az UV-tartományban, így például a pávaszemes gyík (*Timon lepidus*, Font *et al.* 2009) és a fűrgye gyík egyes populációi (*Lacerta agilis*, de Lanuza & Font 2007). Továbbá, egyes tanulmányok arra utalnak, hogy bizonyos Lacerta fajok (*Lacerta viridis* és *Lacerta schreiberi*) UV-színezete olyan tulajdonságokkal mutat kapcsolatot, amelyek a párválasztás alapját jelenthetik, mint pl. a parazitáltság vagy az immunkompetencia (Václav *et al.* 2007; Martín & López 2009). A gyíkok UV-színezetének szerepére utaló eredményeket már ismerünk a hím-hím versengést (Stapley & Whiting 2006; Whiting *et al.* 2006), valamint a hímek párválasztását vizsgáló kísérletes tanulmányokból (LeBas & Marshall 2000), a nőtények párválasztását vizsgáló egyetlen általunk ismert munkának azonban nem sikerült hasonló összefüggést kimutatnia (LeBas & Marshall 2001).

### 1.5.2 A szignalizáció költségvonzata

Az utóbbi néhány évben ismertté váltak jelzés funkciót betöltő UV-színezeti bélyegek mind a gyíkok him-hím versengésében (Martín & López 2009, Whiting *et al.* 2006, Stapley & Whiting 2006), mind pedig a párválasztásban (LeBas & Marshall 2000). Az ösztönesség, illetve költségesség tekintetében azonban továbbra is csak korlátozott mennyiségű információval rendelkezünk. A költségesség kérdésének tisztázását nehezíti az is, hogy a hüllők színezete kialakulásának proximális háttere nem teljesen ismert. Arról rendelkezünk információval, hogy a színezet miképp jön létre a köztakaró egyes rétegeinek együttműködése révén (ld. 1.2 A színezet kialakulása, Grether 2004), de a színezet kifejeződéséért felelős alapvető mechanizmusok részleteikben nem tisztázottak.

Az ektoterm állatok a testhőmérsékletüket a környezettel való hőcsere útján szabályozzák, amely főként viselkedési termoregulációval valósul meg (IUPS 2003): az ektotermek egyaránt lehetnek poikilotermek (változó testhőmérsékletűek), amennyiben a környezeti hőmérséklet változik, illetve homoiotermek (állandó testhőmérsékletűek), amennyiben a környezeti hőmérséklet állandónak mondható (pl. trópusok). A mérsékeltövi hüllőkről elmondható, hogy ektoterm poikilotermek, vagyis olyan, viselkedési hőszabályozást végző állatok, amelyek testhőmérséklete bizonyos határok közt változik a környezeti hőmérséklettel. Az ektoterm állatoknál az élettani funkciók fenntartása szempontjából nemcsak a szükséges energia összegyűjtése jelent meghatározó költséget, hanem a megfelelő testhőmérséklet elérése is. A biokémiai reakciók hőmérsékletfüggő kinetikája ( $Q_{10}$  hatás) meghatározza azt a hőmérsékletet, amelyen a metabolikus aktivitás az optimális szinten van (Pough *et al.* 1998). Ezért az ektotermeknek hőszabályozással kell a testhőmérsékletüket egy bizonyos optimális tartományban tartani, hogy az anyagcseréjüket serkentsék és az élettani teljesítményüket maximalizálni képesek legyenek (Huey & Kingsolver 1989, Angilletta 2009). A kisméretű ektoterm állatok, köztük a gyíkok is, a testhőmérsékletüket szinte kizárólag viselkedési termoreguláció révén szabályozzák (Adolph 1990, Bauwens *et al.* 1996) amelynek jelentős költségvonzatai lehetnek. Ilyen költségek lehetnek a viselkedésbe fektetett idő és energia, a táplálékkeresésre és pázásra fordítható idő és energia csökkenése, vagy a kitett helyeken való napozás közben megnövekedő predációs kockázat (Huey & Slatkin 1976). A környezetnek a hüllők évenként újra kialakított struktúrszínezetére gyakorolt hatásáról gyakorlatilag nem állnak rendelkezésre információk. Mindenesetre az elmondható, hogy mivel az ektoterm állatokban az élettani teljesítmény valamennyi fontos komponense testhőmérsékletfüggő (Angilletta 2009), így a hüllők kitűnő alanyai lehetnek egy olyan vizsgálatnak, amelynek segítségével igyekszünk szétválasztani a rendelkezésre álló energia (tápanyagok) és az energiafelhasználási képesség (élettani teljesítmény) hatásait a



reprodukciós allokációs döntések során, és ezáltal felfedjük a különböző szaporodási stratégiák létrejöttét eredményező szelekciós mechanizmusokat.

### ***1.5.3 Anyai befektetés***

Míg az eddigi tanulmányok elsősorban a madarakra és halakra koncentráltak, a hullókkal kapcsolatban jóval kevesebb információnk van a különböző szaporodási stratégiák tekintetében (Warner & Shine 2008, Bleu *et al.* 2012, Weiss *et al.* 2011). Az anyai hatásokat a gyíkok körében csak ritkán vizsgálták. Az eddigi eredmények elsősorban az anyai minőség és a reprodukciós teljesítmény kapcsolata (Weiss *et al.* 2011), a látható tartományú, apai színezet kiterjedtségével kapcsolatos differenciális allokáció (Olsson *et al.* 2005) illetve a vemhesség költségvonzatai (Bleu *et al.* 2012) témaköréből származnak. A viszonylag kevés információ ellenére ez a taxon ideális alanya lehet az ilyen típusú tanulmányoknak. Egyrészt, mert a legtöbb tojásrakó gyíkfaj nem mutat utódgondozást, ezért az összes anyai ráfordítás, amellyel a nőstény az utód túlélési valószínűségét növelheti, a tojásba allokálódik, és az embrió fejlődése kizárólagosan erre a tápanyagkészletre van utalva. Így az anyai befektetés mértékét egyszerűen a tojások vizsgálatával mérhetjük. Másrészt, a legtöbb gyíkfajnak nagy relatív fészekaljtómege van (Vitt & Congdon 1978) az anya testtömegéhez viszonyítva, ami jelentős energetikai költséget jelent mind a tojások kialakítása, mind pedig a vemhesség tekintetében. Az utóbbi az alacsonyabb lokomotoros aktivitásban (De Marco & Guilette 1992), a csökkent táplálékkeresési (Lourdais *et al.* 2002) és táplálékfelvételi hatékonyságban (Bauwens 1985) nyilvánul meg. Harmadrészt, a legtöbb gyíkfaj egyszerre rakja le az összes tojását, ami egyfelől megnöveli a nagy relatív fészekaljtómeget okozta költségeket (Weiss *et al.* 2011), másfelől emiatt az egy bizonyos hím ivari szignálra mutatott anyai befektetés pontosabban becsülhető, hiszen nincsen lehetőség a limitáló anyagok többszöri felvételével történő kompenzációra az egyes tojások között. A szekvenciálisan tojást rakó gyíkok (pl. anoliszok) esetében ez nem mondható el.

## 2 Célkitűzések

Vizsgálatom alanya, a zöld gyík (*Lacerta viridis* Laurenti, 1768) kifejezett ivari dikromatizmust mutat, amely az UV-tartományú színezetre is érvényes. Továbbá, ez a színbeli különbség a szaporodási időszakban a legkifejezettebb, így fennáll a lehetősége, hogy szexuális szelekciós folyamatok révén jött létre. Az értekezésben négy különböző aspektusból vizsgáltam az UV-színezet szerepét a zöld gyík szaporodási mintázatainak létrejöttében és az anyai befektetésének alakulásában. Ennek során manipulatív kísérletekben teszteltem a szignál potenciális szerepét a nőstények párválasztási preferenciájában, valamint a hímek versengésben. Ezután szintén kísérletes megközelítést alkalmazva vizsgáltam az UV-színezetre ható környezeti/energetikai kényszerek hatását. Végül, kísérletesen teszteltem a zöld gyík nőstények reprodukív allokációjának mértékét a hím UV-színezet, mint szexuálisan szelektált bélyeg függvényében.

### 2.1 Párválasztási preferencia

A színezeti szignálokat manipulatív kísérletes megközelítéssel vizsgáló tanulmányok elsősorban a színezet kiterjedtségének szerepét tesztelték (Hamilton & Sullivan 2004), a színjellemzők célzott tesztelésére alkalmas vizsgálatok pedig mindez idáig nem találtak nőstény párválasztási preferenciát sem a látható, sem pedig az UV tartományú színezeti jelzések körében (LeBas & Marshall 2001). Így a jelen vizsgálat hiánypótló jellegű abból a szempontból, hogy manipulatív módszerrel teszteli egy hullőfaj színezeti szignáljának szerepét a nőstény párválasztásban, s így nemcsak a strukturális színezet, de általában véve a színezeti jellemzők jelentőségére igyekszik bizonyítékot találni a hullők körében. Kísérletes megközelítést alkalmazva arra kerestem a választ, hogy a zöld gyík nőstények különbséget tesznek-e a hímek között a szaporodási időszak alatt viselt UV-színezetbeli különbségük alapján. Noha a vizsgált fajjal kapcsolatban nem állnak rendelkezésre citológiai adatok, az UV érzékeny vizuális pigmentek jelenléte gyakorinak és konzervatívnak tűnik a hullők körében (Fleishman *et al.* 1993, Ellingson *et al.* 1995, Loew *et al.* 1996, Sillman *et al.* 1997, Vorobyev 2003), és így feltehetően a zöld gyíkok is képesek UV-érzékelésre. Annak érdekében, hogy az UV-színezet szerepét más, nem ismert, de az UV-színezettel összefüggő bélyegtől függetlenül vizsgálhassam, manipuláltam a hímek UV reflektanciáját. Morfológiailag karaktereikben szisztematikusan nem különböző, de eltérő UV-színezetű hímeket kínáltam fel a nőstények számára. Azt a hipotézist kívántam tesztelni, mely szerint az

UV-színezet a nőstények preferenciájának alapul szolgáló bélyeg lehet, és kifejezettsége alakíthatja a párválasztási preferencia alakulását.

## **2.2 Hím-hím versengés**

Mindez idáig egyetlen hüllőnél, egy laposgyík fajnál (*Platysaurus broadley*), sikerült terepi korrelatív vizsgálatok során bizonyítékot találni arra, hogy az UV-színezet alkalmas lehet a dominancia jelzésére (Whiting *et al.* 2006), majd szintén terepen végzett kísérletekben a színezet manipulálásával kiderítették, hogy az UV-színezet befolyásolhatja az agresszív hím-hím interakciók kimenetét (Stapley & Whiting 2006). Az ilyen szignálok közvetlen kapcsolatban lehetnek a hím minőséggel, és alátámasztják azt a feltételezést, mely szerint a struktúrszínezet a pigment alapú színezettel összevethető költségeket róhat a viselőjére. Mindezek ellenére továbbra is hiányoznak az olyan manipulatív kísérletek, amelyekben kizárólag az UV-színezeti szignál erőssége különbözik, és amelyek segítségével kiszűrhetők az egyéb potenciálisan befolyásoló környezeti faktorok és a testméret. Így ebben a kísérletben azt vizsgáltam, hogy a morfológiailag szisztematikusan nem különböző hímek mesterségesen (és véletlenszerűen) kialakított UV-színezetbeli különbsége önmagában prediktálja-e a hím-hím versengés kimenetét. Méretben megegyező, manipulált ivari jelzésű hímek agresszív interakciója során azonosítottam a győzteseket és veszteseket.

A színezeti jelzés inter- (2.1) és intraszexuális (2.2) szelekcióban betöltött szerepének egyidejű, kísérletes vizsgálatával, és az eredmények összevetésével szűkíthető a színezet kialakulását potenciálisan magyarázó evolúciós elméletek köre.

## **2.3 Színfejlődés**

Az UV-színezeti bélyegekkal kapcsolatos meglévő eredmények értelmezését és szélesebb kontextusba helyezését nehezíti, hogy az UV-színezet költségvonzatai más taxonban is alig ismertek, ektoterm gerinceseket vizsgáló kísérleteket pedig egyáltalán nem végeztek. Mindezek miatt az UV reflektanciát potenciálisan befolyásoló környezeti hatások vizsgálata szintén igen fontos. Miközben a kialakulását eredményező evolúciós folyamatok megismerését a felfebb említett vizsgálatok (2.1 Párválasztási preferencia, 2.2 Hím-hím versengés) elősegítik, nem árulnak el semmit a jelzés információtartalmáról. Ezért felmerül a kérdés, vajon milyen információt nyújt a viselőjéről, mennyire őszinte, vagyis milyen költségvonzatai lehetnek a kialakításának? Ennek a feltárására ebben a kísérletben két, a faj

szempontjából alapvetően fontos környezeti tényező (táplálékellátottság és hőmérséklet) hatását vizsgáltam az UV-színezet évenkénti kialakulására egy faktoriális elrendezésű kísérlet keretében. Mivel a zöld gyík ektoterm állat, így képes voltam elkülöníteni egymástól a rendelkezésre álló energia mennyiségének és az energiafelhasználás hatékonyságának (élettani teljesítmény) a hatásait. Egy ektoterm modellállat felhasználásával a rendelkezésre álló energia és az élettani teljesítmény hatásai könnyen szétválaszthatók a táplálékellátottság és a hőmérséklet manipulálásával. Kísérletemben arra a kérdésre kerestem a választ, vajon a zöld gyík strukturális nászszínezetének kialakulását befolyásolja-e (i) a rendelkezésre álló táplálék mennyisége, (ii) az az idő, amit az egyedek az optimális magas testhőmérséklet fenntartása mellett tölthetnek, illetve (iii) ezen faktorok kölcsönhatása?

## **2.4 Anyai befektetés**

A differenciális allokáció elmélete szerint a nőstények eltérő módon invesztálnak a jobb és rosszabb minőségű hímekkel való szaporodásba (Burley 1988). A zöld gyík esetében az előző vizsgálatok eredményeinek tükrében (2.1 Párválasztási preferencia, 2.2 Hím-hím versengés, 2.3 Színfejlődés), a költséges attraktivitási bélyeg ismeretében lehetővé vált, hogy a jó és rossz minőségű hímeket azonosítsam, majd az anyai befektetés mértékét teszteljem a hím minőség függvényében. A kísérletben a hím ivari bélyeg manipulációjával előállított, eltérő minőségű hímeket ajánlottam fel választásra a nőstényeknek, és a párválasztási preferencia vizsgálatánál bemutatott módon azonosítottam a preferált és nem preferált hímeket (3.3.1 Nőstények párválasztása). Ezután a preferált és nem preferált hímekkel pároztattam a nőstényeket, majd az eltérő preferencia-státuszú (preferált/ nem preferált) hímeiktől származó fészekaljok jellemzőit hasonlítottam össze. A szülői tulajdonságok és a tojásmínőség kapcsolatát már korábban is vizsgálták, azonban az ezekben alkalmazott módszereknek több hátránya is van. A legtöbbször alkalmazott korrelatív megközelítés során a természetben fellelhető szaporodási mintázatokat vetik össze fontosnak feltételezett hím bélyegekkel. Ennek a legfőbb problémája az, hogy a kapott mintázatot az adott bélyegen alapuló differenciális allokáció két formáján kívül (Burley 1988) más jelenségek is magyarázhatják (pl. Palokangas *et al.* 1994). A másik gyakran alkalmazott módszer a mesterséges bélyegek használata (pl. színes gyűrűk a madarak lábán), aminek nagy hátránya, hogy egy, a természetben egyáltalán nem előforduló ingerre adott választ vizsgálnak (Gil *et al.* 1999). Arra is van példa, hogy párválasztásos kísérletekben azonosítanak preferált és nem preferált hímeket, majd az ezekről származó fészekaljokba történő anyai allokációt vizsgálják,

azonban a fontosnak tartott hím tulajdonságok figyelembe vétele nélkül összeállított intakt hímeket használnak (Sheldon összefoglalója, 2000). Ilyenkor pedig nem beszélhetünk egy bizonyos tulajdonságra mutatott preferenciáról, így az esetlegesen fennálló anyai befektetés is kizárólag magán az attraktivitás tényén alapul. Tudomásom szerint nincs olyan vizsgálat ahol természetes, szexuális szelekció (nőstényválasz) alatt álló hím ivari jelzés manipulációjával kialakított jó-rossz minőségű hím párokra adott valós nőstény preferencia függvényében vizsgálták volna az anyai befektetést. Noha a hímek természetes színezetének manipulációja szintén mesterségesen kialakított színezettel bíró egyedeket eredményez, azonban itt egy valódi, szelekciós folyamatok hatása alatt álló bélyeget manipulálok döntően a természetes értéktartományban, így az eredmények legalábbis alkalmasabbak a természetes rendszerre való interpretáláshoz. Kísérletemben a hímek természetes (és az előző eredményeink alapján a nőstényválaszban fontos) ivari bélyegét manipuláltam a természetes értéktartományban, a hímek morfológiai tulajdonságaira pedig szignifikánsan nem különböző méretű hímek összeválogatásával és a párokon belül random manipulációval korrigáltam. Arra a kérdésre kerestem a választ, vajon különbözik-e az anyai befektetés mértéke a legalapvetőbb reprodukciós ráfordítások (fészekaljméret és a tojástmeg) tekintetében a preferált és nem preferált hímektől származó fészekaljak esetén?

## 3 Módszerek

### 3.1 A vizsgálati terület és a vizsgált faj

A kutatás alanya, a zöld gyík (1. ábra) hazánk legnagyobb testű gyíkfaja (orrcsúcs-kloáka hossz [SVL]= 80–120 mm) egész Magyarországon elterjedt, a hűvös zárt erdőkön, fenyveseken kívül mindenfelé előfordul. A napsütötte, kitett erdőszelek, cserjések jellegzetes hüllőfaja (Dely 1978). A nászruhás hímek a szaporodási időszakban élénk, búzakék torokfoltot viselnek, mely jelentős UV reflektanciát mutat (pl. Václav *et al.* 2007). A vizsgált populációban a zöld gyíkok a téli hibernációt követően április közepén jönnek elő; először a hímek, majd körülbelül két héttel később követik őket a nőstények.



1. ábra Nászruhás hím és nőstény zöld gyík. A hímek a párzást megelőzően a nőstényeket a farkuknál, majd az oldaluknál fogva tartják a megfelelő pozícióban (párzási harapás).

A vizsgálati terület Budapesttől 60 kilométerre, Tápiószentmárton község mellett, a Sereg erdőben található (47°20'25" N, 19° 47'11" E). A területen az eredeti vegetációt alkotó gyöngyvirágos tölgyesek (*Convallario-Quercetum roboris*) maradványai mellett nagyrészt az ültetett nyárasok (*Populus alba*) és akácosok (*Robinia pseudoacacia*) a jellemzők, melyeket beékelődött árvalányhajás (*Stipa borysthénica*) tisztások tagolnak. A területen a hüllőket leginkább a gyíkok képviselik, melyek közül a legnagyobb számban a zöld gyík (*Lacerta viridis*), valamint a fűrgő gyík (*Lacerta agilis*) található meg, de kisebb arányban a homoki

gyík (*Podarcis taurica*) is előfordul. A kigyók közül a vízisikló (*Natrix natrix*) és igen kis számban az erdei sikló (*Elaphe longissima*) található meg a területen.

Noha a zöld gyík évenkénti szexuális ciklusával kapcsolatban nem ismertek citológiai adatok, két közelrokon és hasonló élőhelyeket elfoglaló faj (*Lacerta agilis* és *Zootoca vivipara*) esetében is kimutatták, hogy a hibernációból való ébredés után azonnal megindul a vitellogenezis (Saveliev *et al.* 2006). A szaporodási időszak április végétől – május elejétől május végéig tart, ezalatt a hímek agresszívan harcolnak egymással, és igyekeznek párosodni a nőstényekkel. Közvetlenül a tavaszi ébredés után (április elején) a hímek torka szürkésfehér, amely a nászidőszak kezdetére fokozatosan egyre intenzívebb kékévé válik, intenzitásának maximumát a szaporodási időszak során éri el, majd júliusban fakulni kezd, és szeptember végére ismét teljesen kiszürkül (személyes megfigyelés). Ugyan az UV-színezet intenzitásának év közbeni alakulásáról csupán korlátozott mennyiségben állnak rendelkezésre adatok, ezek arra utalnak, hogy a torokfolt UV-komponense - mint szintén strukturális színezet - a kék színhez hasonlóan változik az év során (nem közölt adatok).



2. ábra **Frissen kelt fiatal zöld gyík.**

A nőstények a párzást követően körülbelül egyhónapnyi vemhesség után 3-12 tojást raknak a laza talajba ásott üregbe. A fiatalok (2. ábra) két hónapig fejlődnek a tojásokban; az ivar determináltsága genetikai, vagyis sok más hüllőfajjal ellentétben az utód ivarát nem a hőmérséklet, hanem a zigótába kerülő kromoszómák határozzák meg (Bull 1980). A zöld gyík nem gondozza az utódait, a kicsik a kikelés után azonnal önállóan keresik a táplálékukat.

A zöld gyíkot feltűnő másodlagos ivari jelzése mellett a jó zavarástűrése és elterjedtsége, valamint tojásrakó mivolta különösen alkalmassá teszi a szignalizáció és a szexuális szelekció, valamint az anyai hatások kapcsolatának vizsgálatára.

## 3.2 Általános módszerek

### 3.2.1 Terepi módszerek

Az egyes kísérletekhez az állatokat 2007, 2009 és 2011 áprilisában fogtam. 2007-ben a párválasztás és a hím-hím versengés vizsgálatához 40-40 hímeket és 20 nőtényt, 2009-ben a színfejlődés vizsgálatához 60 hímeket, 2011-ben az anyai befektetés vizsgálatához pedig 35 nőtényt és 70 hímeket fogtam be a vizsgálati területről. A vizsgálatokban részt vevő egyedeket egy bot végére erősített damilhurok segítségével fogtam meg, amelyet a megközelített állat nyakára húztam. Ez a fogási technika a kistestű gyíkok esetében általánosan használt módszer, amely semmilyen sérülést sem okoz az állatnak, valamint az élőhely nagyobb mértékű bolygatása nélkül alkalmazható. Az egyes években a kísérletekhez szükséges egyedeket maximum hat nap alatt fogtam meg, ezzel csökkentve a fogságban töltött időbeli különbségeket. Csak olyan kifejlett hímeket ( $SVL > 78$  mm) és nőtényeket ( $SVL > 69$  mm) gyűjtöttem, amelyeknek intakt vagy teljesen regenerálódott állapotban volt a farka. A nőtények megtermékenyítetlenségét a "párási sebhelyek" hiánya alapján ellenőriztem. A párázás során a hímek állkapcsukkal megragadják a nőtényeket, és így tartják mozdulatlanul a párázás befejezéséig. Ennek következtében a már pározott nőtények oldalán, közvetlenül a hátsó lábak előtt jellegzetes, görbe sebhelyek láthatók, amelyek a párázás után még több mint egy hétig is megmaradnak (Fitze *et al.* 2005, Bauwens & Verheyen 1985). A befogás után rögzítettem a morfológiai és színezeti változókat (lásd 3.2.2 Morfológiai és színezeti változók mérése), majd a kísérletek kezdetéig egyesével kültéri műanyag terráriumokban ( $60\text{ cm} \times 40\text{ cm} \times 30\text{ cm}$ , hosszúság  $\times$  szélesség  $\times$  magasság) helyeztem el őket a befogási területtől kb. két kilométerre. A terráriumokban az élőhelyről származó, agyagos homok szolgált aljzatként, búvóhelynek pedig üreges agyagtéglákat helyeztem be az állatoknak.

Az állatokat a teljes fogságban tartás ideje alatt vitaminporba (ReptiCal with  $D_3$ , ZooMed Laboratories, USA) forgatott, *ad libitum* adott lisztukac (*Tenebrio molitor*) lárvákkal és kisméretű tücskökkel (*Gryllus bimaculatus*) etettem, valamint friss víz is a rendelkezésükre állt.

A színfejlődéses kísérletekben résztvevő állatokat több szempontból is eltérő módon kezeltem az általános módszereknél leírtakhoz képest. Az ehhez a kísérlethez szükséges



hímeket négy nap alatt gyűjtöttem össze, hogy a kísérleti periódus előtt fogságban töltött idő (illetve valójában az ezalatti *ad libitum* táplálás) ne befolyásolja a kiindulási színezetet az egyes kezelési csoportokban. Továbbá, ezeket a hímeket közvetlenül a hibernációból való ébredés után, április elején fogtam meg, amikor még nem jelent meg a torkukon a kék színezet, míg a többi esetben a befogás április végén történt, amikor a hímek már intenzív nárszínű színezetet viseltek. Az etetésbeli eltéréseket a kísérleti módszereknél részletezem. A kísérletek végeztével valamennyi egyedemet szabadon engedtem a befogás helyszínén.

### 3.2.2 Morfológiai és színezeti változók mérése

A megfogás után digitális mérleggel megmértem az egyedek testtömegét 0,01 g pontossággal; valamint digitális tolómérővel az orrcsúcs-kloáka hosszát (SVL), a fejhosszt, fejmagasságot és fejszélességet 0,1 mm-es pontossággal.

A hímek torokfoltjának reflektanciáját Ocean Optics USB 2000 típusú hordozható spektrofotométerrel mértem, amelyhez Mini-D2 deutérium-halogén (Ocean Optics Inc., Dunedin, FL, USA) fényforrást és R700-4 száloptikát (szondát) használtam. A száloptikát a páros végével a spektrométerhez és a fényforráshoz csatlakoztattam, míg az egyszálú végét az RPH-1 típusú szondatartóban rögzítettem, ami biztosította, hogy külső fény ne juthasson be, illetve hogy a szonda a mérendő felülettel 90°-os szöget zárjon be, és attól állandó 3 mm-es távolságra legyen. A szonda összesen hét, egyenként 400µm átmérőjű optikai szálból áll, melyből hat darab a mérendő felület megvilágítására szolgál, a hetedik, detektorba vezető szál pedig ezek középpontjában helyezkedik el. A megvilágított mintaterület 6 milliméter átmérőjű volt. Minden állat torokfoltjáról három mérést készítettem, a szondát random módon kiválasztott területekre helyezve. A reflektancia spektrumokat a három mérés átlagolásával állítottam elő. A mérésekhez WS-1 típusú fehér referencia standardot (Ocean Optics Inc., Dunedin, FL, USA) használtam (Whiting *et al.* 2006), a fekete referenciát pedig a fényforrás lekapcsolásával és a mérőfej fénymentes elfedésével állítottam elő. A spektrofotométer 320-700 nm közti tartományban, 0,22 nm-es intervallumokban mérte a reflektanciát, vagyis a detektorba beérkező fotonok mennyiségét, melyet a SpectraSuite program (Ocean Optics Inc., Dunedin, FL, USA) segítségével %-os értékben kaptam meg, a fehér referenciát tekintve 100% -nak a fekete referenciához képest az alábbi egyenlet szerint:

$$\% R_{\lambda} = [(S_{\lambda} - D_{\lambda}) / (R_{\lambda} - D_{\lambda})] \times 100$$

ahol  $S_\lambda$  = a mintafelület intenzitása  $\lambda$  hullámhossznál,  $D_\lambda$  = a fekete referencia intenzitása  $\lambda$  hullámhossznál, és  $R_\lambda$  = a fehér referencia  $\lambda$  hullámhossznál. A fehér referenciát minden egyes esetben, a fekete referenciát (nincs beérkező fény) pedig ritkábban, de szintén periodikusan újramértem (Endler & Mielke 2005). A fehér referencia esetében erre a fényforrás időbeli hőmérséklet-változása miatt volt szükség, ami befolyásolhatta volna az általa kibocsátott fény spektrális összetételét, esetleg rontva a mérés megbízhatóságát.

A torokfolt színezetének jellemzésére öt színváltozót használtam:

- (i) *Teljes-intenzitás* (total brightness): A kültakaróról visszaverődő teljes fénymennyiség, vagyis a reflektanciaértékek átlaga 320 és 700 nm között (R320-700).
- (ii) *UV-intenzitás* (UV brightness): az UV tartományban visszaverődő fény mennyisége, vagyis a reflektanciaértékek átlaga 320 és 400 nm között (R 320-400).
- (iii) *Relatív UV-intenzitás* (UV chroma): A teljes fénymennyiségéből az UV tartományban visszavert fény mennyisége, vagyis az UV intenzitás és a teljes intenzitás hányadosa (R 320-400/ R 320-700).
- (iv) *Kékintenzitás* (blue brightness): a kék tartományban visszaverődő fény mennyisége, vagyis a reflektanciaértékek átlaga 400 és 490 nm között (R 400-490).
- (v) *Relatív kékintenzitás* (blue chroma): A teljes fénymennyiségéből a kék tartományban visszavert fény mennyisége, vagyis a kékintenzitás és a teljes intenzitás hányadosa (R400–490/R320–700).

### 3.3 Kísérleti és statisztikai módszerek

#### 3.3.1 Nőstények párválasztása

A nőstények párválasztásának vizsgálata során manipuláltam a hímek nászszínezetének UV-komponensét, és teszteltem a nőstények preferenciáját a manipulált bélyegre.

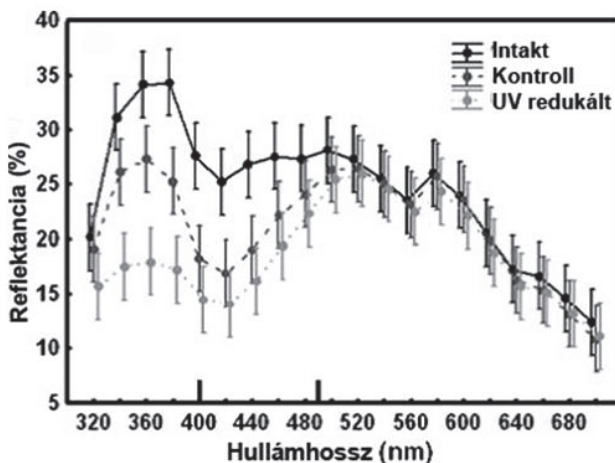
##### 3.3.1.1 Hím párok

A 40 befogott hímből olyan párokat állítottam elő, amelyeknek tagjai között a maximális SVL-beli eltérés 2 mm volt. Mivel a hímek fejmérete fontos bélyeg lehet a

hüllőknél mind a párválasztás, mind a hím-hím versengés során, így biztosítanom kellett, hogy a hímek nemcsak a testméret, de a fejméret tekintetében sem különböznek szisztematikusan. A fejhossz, fejszélesség és fejmagasság változók esetében főkomponens analízist (Principal Component Analysis, PCA) végeztem, hogy a fejméretet független változóval jellemezhessem. A PCA egyetlen főkomponenst (fejméret PC) eredményezett, amelynek sajátértéke 2,622 volt (a korrelációs érték minden nyers változó esetében  $< -0.9$ ), így a későbbi analízisekben ezt használtam a fejméretet jellemző változóként. Páros t-próbával teszteltem, hogy a hím párok UV-redukált és kontroll kezelési csoportba került tagjai szisztematikusan eltérnek-e valamely morfológiai jellemzőben (SVL, testtömeg, fejméret PC) a színmanipulálás előtt. Mivel a párok tagjai maximálisan 2mm-el tértek el egymástól, így a későbbiekben nem korrigáltam erre a változóra a statisztikai analízisek során. Nem találtam szignifikáns különbséget az SVL-ben ( $t_{15} = -0.73$ ,  $P = 0.477$ ), a testtömegben ( $t_{15} = -0.72$ ,  $P = 0.485$ ) vagy a fejméretben ( $t_{15} = -0.16$ ,  $P = 0.874$ ). Páros t-próbákat alkalmaztam az UV redukált és kontroll hímek között annak a kiderítésére, hogy a párok nem különböztek-e szisztematikusan valamely színjellemzőben (UV intenzitás, relatív UV intenzitás, kékintenzitás, relatív kékintenzitás) a kezelést megelőzően. Nem találtam eltérést az intakt színjellemzők között (UV intenzitás:  $t_{15} = 1.79$ ,  $P = 0.094$ ; relatív UV intenzitás:  $t_{15} = 0.41$ ,  $P = 0.685$ ; kékintenzitás:  $t_{15} = 1.77$ ,  $P = 0.097$ ; relatív kékintenzitás:  $t_{15} = -0.29$ ,  $P = 0.772$ ). Így elmondható, hogy a hím párok nemcsak a morfológiai, de a színezeti jellemzőikre nézve is véletlenszerűen lettek összeállítva. Annak érdekében, hogy tesztelni tudjam, a manipulált bélyegnek vajon van-e szerepe a párválasztásban, függetlenül egyéb, az UV-színezettel összefüggő, általunk ismeretlen jellemzőtől, manipuláltam a hímek torokfoltjának UV reflektanciáját. Ehhez a torokfoltot egy kétkomponensű UV csökkentő szerrel kentem be (Parsol® 1789, Roche [4-tert, buty-4'-methoxy-dibenzoylmethane], ami a közeli UV-t blokkolja (320–400 nm), és Parsol® MCX by Roche [octyl methoxycinnamate], ami a távoli UV-t blokkolja (290–320 nm)) (Andersson & Amundsen 1997), amelyet kacsá farkcsikmirigy-váladékába (zsírszerű anyag) keverve, finom ecsettel vittem fel (e.g. Korsten *et al.* 2007). A hím párok tagjai közül az egyik, véletlenszerűen kiválasztott hímeket a fenti UV-redukáló szerrel kezeltem (UV-redukált hím), míg a másikat csak zsírral (kontroll hím).

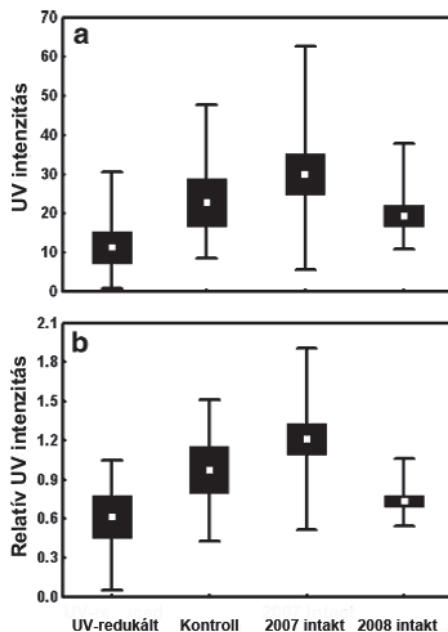
Az UV-redukálás hatásosságának vizsgálatához olyan hímek ( $N = 28$ ) reflektanciaspektrumát is felhasználtam, amelyeket 2008-ban, egyéb célra fogtam be. Először összehasonlítottam az UV-redukált és kontroll hímek UV intenzitás és relatív UV intenzitás értéktartományát a saját, manipuláció előtti (= intakt) értéktartományaikkal, valamint 2008-ban fogott hímek intakt értékeivel, hogy lássam, a kísérletben résztvevő hímek torkának UV

reflektanciája a természetes értéktartományon belül marad-e. Az UV redukáló kezelés hatékony volt (3. és 4. ábra, 4.1Nőstények párvalasztása), a hímek intakt színezetének reflektancia spektrumán pedig látható, hogy az UV tartományú rész jól elkülönül a többi tartománytól (egy erős csúcs látható az UV tartományban, 3. ábra), alátámasztva az UV-színezet önálló jelzésként való kezelhetőségét. A GLM eredményei szerint az átlagos UV intenzitás és az átlagos relatív UV intenzitás is különbözött az UV-redukált, kontroll, intakt és 2008-as intakt hímek csoportja között (UV intenzitás:  $F_{3,85} = 11,36$ ,  $P < 0,001$ ; relatív UV intenzitás:  $F_{3,85} = 22,96$ ,  $P < 0,001$ ) (4.a, b ábra). Jól látszott továbbá az is, hogy a hímek általunk manipulált UV reflektanciája nagy részében átfedett a természetes értéktartománnyal (4. ábra), ugyanis a két kezelési csoport 95%-os konfidenciaintervallumai az azévi intakt hímek UV intenzitás és relatív UV intenzitás értéktartományaiba esnek.



**3. ábra**

A him zöld gyíkok torokfoltján mért reflektanciaértékek 20 nm-enkénti átlagai 320 és 700 nm közötti tartományban a kezelés előtt (intakt,  $N = 40$ ), illetve az UV-redukálás ( $N = 20$ ), valamint a kontroll kezelés ( $N = 20$ ) után. Az X tengelyen látható függőleges jelölések az UV (320-700 nm), a kék (400-490 nm) tartományok határait jelölik a spektrum többi részétől (490-700 nm).



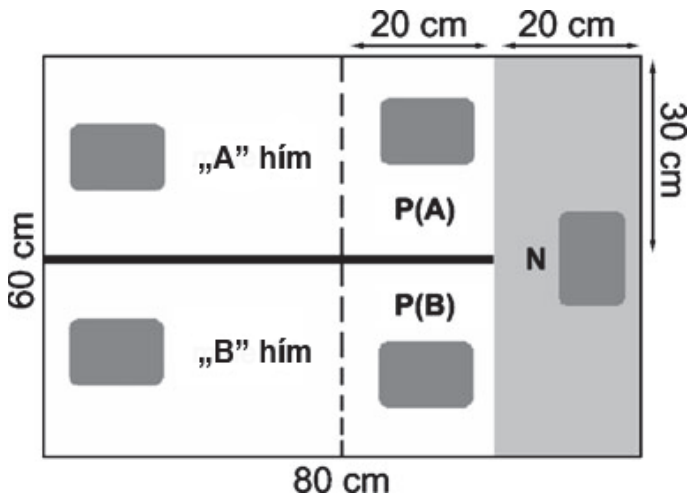
#### 4. ábra

Az UV-redukált és kontroll hím zöld gyíkok torokfoltjának UV intenzitás (a) és relatív UV intenzitás (b) értéktartományai a 2007-es intakt és 2008-as intakt értéktartományokhoz képest (az ábrán 95 %-os konfidenciaintervallumot, és a maximum - minimum értékhatarokat jelöltem).

#### 3.3.1.2 Párválasztási preferencia vizsgálata

Összesen 20 nőtény preferenciáját teszteltem a kísérletek során. A tesztekhez egy speciális arénát használtam, amelyet LeBas és Marshall (2001) munkája után módosítva alakítottam ki (5. ábra). A hímek és a nőtény férőhelye közötti plexifal speciális, UV áteresztő plexiből készült, amely a teljes vizsgált spektrumban átereszt (320 – 700 nm). A nőtény térrészen egy neutrális és két preferencia területet különítettem el (5. ábra). A teszteket 2007. május 21-től 24-ig, napos, szélcsendes, 20-25 °C fokos lég hőmérsékletű

napokon végeztem a populáció természetes élőhelyére kihelyezett arénákban ( $N = 5$ ). Egy kísérlet 08:00 -tól 16:00 óráig tartott. A résztvevő egyedeket a kísérlet megkezdése előtt 15 perccel behelyeztem a megfelelő térrészbe (az UV-redukált és a kontroll hím véletlenszerűen került a jobb vagy bal oldali térrészbe, valamint minden egyed véletlenszerűen került beosztásra az öt aréna valamelyikébe). A gyíkok nem mutatták stressz jeleit a kísérletek során, és gyakran lehetett megfigyelni nászviselkedést a hímek részéről. Ennek során a hímek a fejüket magasra tartva, a testüket a földtől elemelve megközelítették a nőtényt, és igyekeztek átjutni hozzá a plexilapon keresztül. A nőtény pozícióját 10 percenként rögzítettem 8 órán keresztül, ami 48 adatfelvételt eredményezett tesztenként. A nőtény pozíciójának ellenőrzése egy paraván mögül történt, hogy az adatrögzítéssel ne zavarjam a kísérleti állatokat. Az arénákat két teszt között detergens anyaggal alaposan kimostam, hogy az előző kísérletben résztvevő gyíkok által hátrahagyott szaganyagokat eltávolítsam. Minden hím és nőtényt is csak egyszer használtam a tesztek során. Azokat a tesztek, amelyekben a nőtény a megfigyelések több mint 50%-ában a neutrális zónában tartózkodott, vagy valamelyik hímhez tartozó térrészben egyszer sem járt, érvénytelennek tekintettem. E kritériumok alapján a 20 eset közül négyet kizártam a további analízisből.



#### 5. ábra

A nőtények párválasztási preferenciájának vizsgálata során használt aréna sematikus rajza (a falak 40 cm magasak). A *vastag vonal* átlátszatlan falat, míg a *szaggatott vonal* átlátszó plexilapot (a teljes fényspektrumban átereszt) jelöl. Amennyiben a nőtény a P(A) vagy P(B) területeken tartózkodott, úgy ezt preferenciának tekintettem az „A” vagy „B” hím irányába. Amennyiben a nőtény az N-el (neutrális) jelölt területen tartózkodott, úgy ez nem minősült preferenciának. A téglalapok kartonból készített bűvőhelyeket jelölnek, amelyeket minden teszt után újjakra cseréltem.

#### 3.3.1.3 Statisztikai módszerek

Az UV-redukálás hatásosságának vizsgálatához Általános Lineáris Modelleket (General Linear Model, GLM) alkalmaztam, melynek során a hím csoportok (UV redukált, kontroll, 2007 intakt, 2008 intakt) voltak a faktor változók, az UV intenzitás vagy a relatív UV intenzitás pedig a függő változó. Az UV manipuláció után ismét páros t-tesztek segítségével vettem össze az UV redukált és kontroll csoport UV intenzitását, relatív UV intenzitását, kékinzintitását és relatív kékinzintitását, hogy megbizonyosodjam, a kezelés elérte a kívánt hatást (ld. 4.1 Nőtények párválasztása).

Végül, a nőtények párválasztási preferenciáját páros t-próbával teszteltem, melynek során a nőtényészlelés-értékeket hasonlítottam össze az UV-redukált és a kontroll hímhez tartozó térrészekben. Mivel a frekvencia változókat sokszor problémás parametrikus tesztek

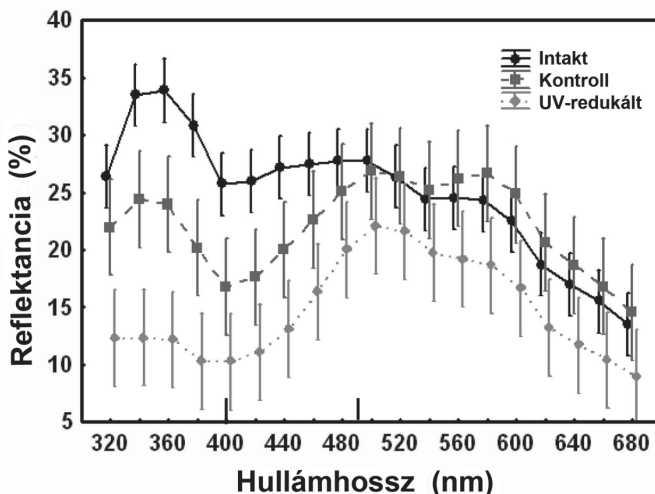
segítségével analizálni, így Wilcoxon matched-pairs tesztet is végeztem. A statisztikai analíziseket a STATISTICA for Windows v. 7.0 (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA) programcsomag segítségével végeztem.

### **3.3.2 Hím-hím versengés**

#### **3.3.2.1 Hím párok**

A hímpárok kialakítása a párválasztásos kísérleteknél leírtakkal megegyező módon történt. Ebben a kísérletben szintén 20 hímpárt alakítottam ki, maximum 2 mm-es SVL különbséget megengedve egy adott pár két tagja között. A hímeket véletlenszerűen jelöltem ki UV-redukált és kontroll hímeknek. A manipuláció előtti morfológiai és színezeti változókban mutatott esetleges eléréseket a kezelési csoportok között páros t-próbával teszteltem. Sem a morfológiai változók (SVL:  $t_{16} = -0,58$ ,  $P = 0,573$ ; testtömeg:  $t_{16} = -0,82$ ,  $P = 0,422$ ; fejméret PC:  $t_{16} = 0,18$ ,  $P = 0,859$ ), sem a színezeti változók (UV intenzitás:  $t_{16} = 0,71$ ,  $P = 0,490$ ; relatív UV intenzitás:  $t_{16} = 0,34$ ,  $P = 0,739$ ; kékintenzitás:  $t_{16} = 1,96$ ,  $P = 0,067$ ; relatív kék intenzitás:  $t_{16} = 1,54$ ,  $P = 0,143$ ; teljes intenzitás:  $t_{16} = 0,32$ ,  $P = 0,750$ ) nem mutattak szignifikáns eltérést az UV-redukált és a kontroll hímek között a manipuláció előtt. Az UV-redukálást a párválasztási preferencia vizsgálatánál leírt módon végeztem (ld. 3.3.1 Nőtények párválasztása). A kontroll hímeket csak zsírral, az UV-redukált hímeket zsírba kevert UV csökkentő szerrel kezeltem. Az UV redukáló kezelés ebben az esetben is hatékonynak bizonyult (6. ábra).





**6. ábra**

A him-ším versengésben részt vett him zöld gyíkok torokfoltján mért reflektanciaértékek 20 nm-enkénti átlagai 320 és 700 nm közötti tartományban a kezelés előtt (intakt, N=40), illetve az UV-redukálás (N=20), valamint a kontroll kezelés (N=20) után. Az X tengelyen látható függőleges jelölések az UV (320-700 nm), a kék (400-490 nm) tartományok határait jelölik a spektrum többi részétől (490-700 nm).

### 3.3.2.2 Him-ším versengés vizsgálata

A kísérleteket 2007. május 15-től 18-ig végeztem 08:00 és 16:00 között. Olyan arénákat ( $N = 5$ ) használtam ( $40 \times 80 \times 40$  cm; szélesség  $\times$  hosszúság  $\times$  magasság) amelyeknek a rövidebb középvonalában egy átlátszatlan, kivehető válaszfal volt. A kísérlet megkezdése előtt a hímeket véletlenszerűen kiválasztott térfélre helyeztem, és 10 percig nyugalomban hagytam, hogy az új környezetet megszokhassák. Ezután felemeltem a válaszfalat, hogy a hímekek kapcsolatba kerülhessenek. A megfigyelést egy paraván mögül végeztem, hogy az állatokat ne zavarjam. Az arénákat detergensekkel tisztítottam minden teszt után. Minden hímet csak egyszer használtam. Amennyiben a hímekek nem mutattak agresszív viselkedést (az ellenfél megközelítése ívelt háttal, lehajtott fejfel és felfújott torokkal, ami az ellenfelet agresszív reakcióra vagy menekülésre készteti) 20 percen belül, akkor a tesztet érvénytelennek minősítettem. E kritérium alapján a 20 tesztből hármat kizártam a további analizisekből, így az érvényes tesztekben egyértelműen meghatározható győztesek/vesztések

maradtak. A kísérletet akkor tekintettem befejezettnek, ha az egyik hím agresszív viselkedése menekülésre készítette az ellenfelet. A menekülő himet jelöltem meg vesztesként, a másikat pedig nyertesként. A tesztek során nem a viselkedési elemek részletes analizisét tűztem ki célul, ehelyett kizárólag az összecsapás kimenetére összpontosítottam. A tesztek során mindvégig törekedtem arra, hogy egy állat se szenvedjen sérülést, és az agresszív interakció kibontakozása (győztes és vesztes egyed azonosítása) után azonnal eltávolítottam a hímeket az arénából.

### *3.3.2.3 Statisztikai módszerek*

A kezelés hatásosságának ellenőrzése céljából páros t-próbát végeztem, hogy összehasonlítsam a színezeti változókat a kezelési csoportok (UV-redukált és kontroll) között. A hím-hím versengés során mutatott sikerességet khi-négyzet ( $\chi^2$ ) próbával analizáltam. A  $2 \times 2$ -es kontingenciátáblázat a kezelést és a versengésbeli sikerességet (győz/veszít) tartalmazta. Az analíziseket a STATISTICA for Windows v. 7.0 (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA) programcsomag segítségével végeztem.

## **3.3.3 Színfejlődés**

### *3.3.3.1 Kísérleti elrendezés*

A befogás után a hímeket egyesével helyeztem el műanyag dobozokban ( $60 \text{ cm} \times 40 \text{ cm} \times 30 \text{ cm}$ , hosszúság  $\times$  szélesség  $\times$  magasság), 2 km-re a befogás helyszínétől, egy temperálható helyiségben. A dobozokat Repti Glo 2.0 teljes spektrumú terráriumi izzókkal világítottam meg (Exo Terra, Rolf C. Hagen Inc., Holm, Németország), amelynek hőkibocsátása elhanyagolható, a fotoperiódus pedig a természetesnek megfelelően volt beállítva (14L:10D). Terráriumi talajfűtők segítségével biztosítottam az egyenletes, magas hőmérsékletet a doboz teljes területén. Amikor a fűtés lekapcsolt, a hőmérséklet a dobozokban jelentősen leesett (ld. 3.3.3.2 Táplálék és hőmérsékleti kezelés). Négy kezelési csoportot alakítottam ki 15-15 véletlenszerűen kiválasztott egyeddel. Az egyes csoportokat eltérő hőmérsékleti és táplálék kezelésben részesítettem faktoriális elrendezésben. A kezelést 30 napon keresztül folytattam, 2011. április 28-tól május 27-ig.

### *3.3.3.2 Táplálék és hőmérsékleti kezelés*

Kétféle kezelést hatását vizsgáltam a színezet kifejlődésére. A „sok táplálék” kezelés során a hímeknek 10 ml (átlag = 5 g, szórás = 0,04, 20 ismételts alapján) vitaminporba forgatott liszt kukacot adtam naponta háromszor (8:00 h, 11:00 h, and 14:00 h). Mivel a gyíkok nem tudták ezt a mennyiséget maradéktalanul elfogyasztani, így feltehetően valamennyi hím képes volt a számára optimális táplálék mennyiséget megszerezni, azaz *ad libitum* táplálkozni. A gyíkok aktivitási idejének végén (17:00 h) a megmaradt liszt kukacokat eltávolítottam a dobozokból (átlagosan 10 ml liszt kukac maradt meg). A „kevés táplálék” kezelés során csupán 2 ml (átlag = 1 g, szórás = 0,03, 20 ismételts alapján) vitaminporba forgatott liszt kukacot ajánlottam fel a hímeknek naponta háromszor, az előző kezelésnek megfelelő időbeosztás szerint (ld. feljebb). Azok a hímek, amelyek csak ekkora mennyiségű táplálékot kaptak, valamennyi kukacot elfogyasztották, ezután pedig tovább keresték a táplálékot, így feltehetően nem voltak képesek az optimális mennyiségű táplálékot megszerezni. A táplálék kezelés mellett kétféle hőmérsékleti kezelést is alkalmaztam. A „magas hőmérséklet” kezelés során a fűtőberendezés naponta tíz órán keresztül működött (07:00 h – 17:00 h), míg az „alacsony hőmérsékleti” csoportban csak öt órán keresztül (07:00 h – 12:00 h). Amikor a fűtőberendezés felkapcsolt állapotban volt, a hőmérséklet a dobozokban 29.2 °C-on (szórás = 0.41 °C, az összes dobozt figyelembe véve) állt, ami a zöld gyík optimális testhőmérséklet-tartományába esik az éves aktivitási periódusnak ebben az időpontjában (22.5-33.8 °C; Rismiller & Heldmaier 1988). Amikor a fűtőberendezés kikapcsolt állapotban volt, a hőmérséklet jelentősen leesett, 17 °C-ra (szórás = 0.42 °C, az összes dobozt figyelembe véve), ami alacsonyabb, mint a faj optimális hőmérsékleti tartományába eső értékek (ld. feljebb). Feltételezhető, hogy a hímek élettani teljesítménye magasabb volt a fűtött periódusban, mint a nem fűtöttben, mivel ezalatt képesek voltak az optimálishoz közeli, magas testhőmérsékletet elérni (Angiletta 2009). A fotoperiódust a fűtőberendezéstől függetlenül működtettem, így az minden kezelési csoportban azonos volt (ld. feljebb). Az egyedeket véletlenszerűen soroltam be az egyes kezelési csoportokba, amely végül négy csoportot (sok táplálék – magas hőmérséklet; sok táplálék – alacsony hőmérséklet; kevés táplálék – magas hőmérséklet; kevés táplálék – alacsony hőmérséklet) eredményezett 15-15 egyeddel. A kísérletek során friss ivóvizet biztosítottam az állatok számára minden kezelési csoportban. Minden egyednek kétszer mértem meg a tömegét illetve a reflektancia spektrumát, a közvetlenül a kísérlet megkezdése előtt (kiindulási), illetve a kísérlet után (végső).

### 3.3.3.3 Statisztikai módszerek

A kezelések hatásának felfedésére Általános Lineáris Modelleket (GLM) használtam, melyek során a tömeg, a relatív UV intenzitás, az UV intenzitás, a relatív kékintenzitás, a kékintenzitás és a teljes intenzitás változásai (kiindulási érték – végső érték) voltak a függő változók, az SVL a koválozók, a kezelések (hőmérséklet és táplálék) pedig a fix faktorok. A két kezelés interakcióját szintén bevittem a modellekbe. Az adatok analízise során alternatív modelleket is felhasználtam, amelyek a fentiektől annyiban különböztek, hogy az egyedek két mérésékként (kezelés előtt/után) vittem be a modellbe (ismételt mérés GLM). Ezek az előzővel megegyező mintázatokat mutattak meg, így itt csak az első mutatom be. A statisztikai analíziseket a Statistica for Windows v. 10.0 (Statsoft Inc., Tulsa, OK, USA) programcsomag segítségével végeztem.

### **3.3.4 Anyai befektetés**

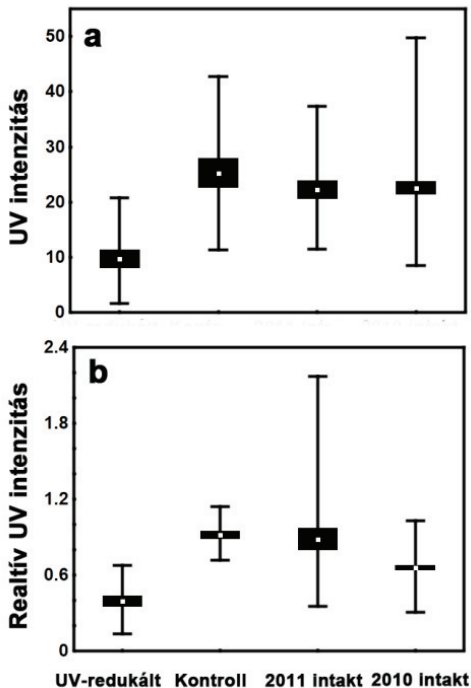
#### **3.3.4.1 Hím párok**

Ebben a kísérletben 70 hím felhasználásával állítottam elő olyan hím párokat, amelyeknek tagjai között a maximális SVL-beli eltérés 2 mm volt. A fejhossz, fejszélesség és fejmagasság változók esetében főkomponens analízist (PCA) végeztem, ami egyetlen főkomponens adott. Ennek sajátértéke 2,807 volt (a korrelációs értékek minden nyers változó esetében  $> -0.9$  voltak), a későbbi analízisekben ezzel a változóval (fejméret PC) jellemeztem a fejméretet. Páros t-próbával teszteltem, hogy a hím párok tagjai szisztematikusan eltérnek-e valamely morfológiai jellemzőben (SVL, testtömeg, fejméret PC) a színmanipulálás előtt. Mivel a párok az SVL adatuk alapján lettek összeválogatva, így nem korrigáltam erre a változóra a statisztikai analízisek során. Nem találtam szignifikáns különbséget az SVL-ben ( $t_{28} = -1.45$ ,  $P = 0.158$ ), a testtömegben ( $t_{28} = -0.34$ ,  $P = 0.737$ ) vagy a fejméret PC-ben ( $t_{28} = 0.82$ ,  $P = 0.418$ ). Ezután páros t-próbákat alkalmaztam az UV redukált és kontroll hímek között, hogy ellenőrizzem, a párok nem különböztek-e szisztematikusan valamely színjellemzőben a kezelést megelőzően. Nem találtam eltérést az intakt színjellemzők között (UV intenzitás:  $t_{28} = -0.44$ ,  $P = 0.663$ ; relatív UV intenzitás:  $t_{28} = 0.39$ ,  $P = 0.702$ ; kékintenzitás:  $t_{28} = 0.50$ ,  $P = 0.621$ ; relatív kékintenzitás:  $t_{28} = 0.59$ ,  $P = 0.555$ , teljes intenzitás:  $t_{28} = -0.72$ ,  $P = 0.476$ ). Így elmondható, hogy a hím párok nemcsak a morfológiai, de a színezeti jellemzőkre nézve is véletlenszerűen lettek összeállítva.

Annak érdekében, hogy a nőstények reprodukív allokációját kizárólag a hím ivari bolyeg függvényében vizsgálhassam, és olyan hímeket mutathassak be, amelyek kizárólag az UV-színezetükben térnek el, függetlenül egyéb, az UV-színezettel esetlegesen összefüggő

általunk ismeretlen jellemzőtől, a párválasztásos kísérleteknél leírt módon (3.3.1 Nöstények párválasztása) manipuláltam a hímek torokfoltjának UV reflektanciáját. A hím párok tagjai közül az egyik, véletlenszerűen kiválasztott hím UV-redukáló szerrel kezeltem (UV-redukált hím), míg a másikat zsírral (kontroll hím).

Ezután összehasonlítottam az UV redukált és kontroll hímek UV intenzitás és relatív UV intenzitás értéktartományát a hímek saját, kezelés előtti (=intakt) értéktartományával, valamint a 2010-ben ( $N = 33$ ), egy másik kísérlethez fogott hímek intakt értéktartományaival, hogy lássam, az általam manipulált hímek színezeti jellemzői a természetben is fellelhető értékeket tükrözik-e. Az UV redukáló kezelés ez esetben is hatékonynak bizonyult (7. ábra), a GLM eredményei szerint az átlagos UV intenzitás és az átlagos relatív UV intenzitás is különbözött az UV-redukált, kontroll, intakt és 2008-as intakt hímek csoportja között (UV intenzitás:  $F_{3,169} = 43,23$ ,  $P < 0,001$ ; relatív UV intenzitás:  $F_{3,169} = 38,85$ ,  $P < 0.001$ ). Az általam manipulált bélyeg mindkét kísérleti csoportban a természetes abszolút és relatív UV reflektanciát tükrözte, mivel a két kezelési csoport 95%-os konfidenciaintervallumai az intakt hímek UV intenzitás és relatív UV intenzitás értéktartományaiba esnek (7. ábra).



**7. ábra**

Az UV-redukált és kontroll him zöld gyíkok torokfoltjának UV intenzitás (a) és relatív UV chroma (b) értéktartományai a 2011-es intakt és 2010-es intakt értéktartományokhoz képest (az ábrán 95% -os konfidenciaintervallumot, és maximum - minimum értéktartományokat jelöltem).

#### 3.3.4.2 Preferált és nem preferált hímek azonosítása

Összesen 35 nőtény preferenciáját teszteltem, a párválasztásos kísérletekkel azonos módszerrel és eszközökkel (ld. 3.3.1.2 Párválasztási preferencia vizsgálata). A teszteket 2011. május 7-től 14-ig végeztem a populáció természetes élőhelyére kihelyezett arénákban ( $N = 5$ ), napos, 20-25 °C fokos lég hőmérsékletű, esőmentes napokon. A kísérleteket naponta 08.00-tól 16.00-ig végeztem. A résztvevő egyedeket a kísérlet megkezdése előtt 15 perccel behelyeztem

a számukra véletlenszerűen kijelölt arénába, illetve térrészbe. A gyíkok a kísérletek során nem mutatták stressz jeleit, és nászviselkedést is megfigyeltem. A nőstény pozícióját 8 órán keresztül, 10 percenként rögzítettem olyan módon, hogy a kísérleti állatok ne láthassanak. Az arénákat a tesztek között detergens anyaggal alaposan kimostam az előző kísérletből visszamaradt szaganyagok eltávolítására. Minden egyedet csak egyszer használtam a tesztek során. A kísérletek érvényességét a párválasztási preferencia vizsgálata során alkalmazott kritériumok alapján bíráltam el (ld. 3.3.1.2 Párválasztási preferencia vizsgálata). E kritériumok alapján a 35 eset közül hármat kizártam a vizsgálatból.

#### 3.3.4.3 Anyai befektetés vizsgálata

A preferált és nem preferált hímek azonosítása után a preferenciát mutató nőstények ( $N = 32$ ) egyik felét a preferált hímrel, a másik felét a nem preferált hímrel közös terráriumba helyeztem ( $40 \times 80 \times 40$  cm; szélesség  $\times$  hosszúság  $\times$  magasság). A férőhelyet 25 cm vastag rétegben a populáció természetes élőhelyére jellemző talajjal töltöttem fel. A talajt naponta kétszer végzett permetezéssel tartottam állandóan nedvesen. Az állatok számára üreges agyagtéglák szolgáltak búvóhelyként. Itt együtt tartottam a hímeket és a nőstényeket, amíg az utóbbin meg nem jelentek a párzási sebhelyek (ez 1-2 napot vett igénybe), amikor a párzás nagy valószínűséggel megtörtént. Mivel előfordulhat, hogy a hím párzási kísérlete sikertelenül végződik (a nőstény képes visszautasítani a hímeket), lehetséges, hogy egyes nőstények nem lettek megtermékenyítve, a párzási sebhelyek meglepte ellenére sem. Ezért azokat a nőstényeket, akik a későbbiekben nem raktak tojást ( $N = 3$ ), kizártam az analízisekből. Az általam használt UV redukáló szer víztaszító tulajdonságú és hosszú ideig (akár 7 napig, személyes megfigyelés) fennmarad a felületen, így a hímek párzás idején is a manipulált bélyeget viselték, vagyis a nőstények allokációja a manipulált bélyeg alapján becsült hím minőségnek megfelelően történt. Miután a nőstényeken megjelentek a párzási sérülések, a hímeket eltávolítottam a nőstények terráriumából, és a befogás helyszínén szabadon engedtem.

A nőstényeket a vemhesség alatt a tojásrakás időpontjáig fogságban tartottam *ad libitum* táplálás és friss ivóvíz biztosítása mellett, és naponta többször szemrevételeztem az állapotukat, ellenőrizve az állatok oldalán a tojásrakás után megjelenő bőrredők esetleges jelenlétét. Ezek azért jelennek meg a nőstényeken, mert a tojások miatt kitágult hasi bőr a tojásrakás után nem képes azonnal összehúzódni. Amennyiben ilyen redőket találtam a nőstényen, úgy kivettem a terráriumából, és óvatosan kiástam a lerakott tojásokat a talajból.

Minden nőtény esetében feljegyeztem a fészekaljban található tojások számát (fészekalj méret), és valamennyi tojásnak megmértem a tömegét analitikai mérleggel 0,01 grammos pontossággal. A tojásokat ezután keltetőkhelyeztem (Thermal Hova Bator, Interhatch Ltd., UK), és 28-30 °C közötti hőmérsékleten, állandó 90% feletti páratartalom mellett keltettem a kikelésig ( $60 \pm 4$  napig). A kikelő juvenilis állatokat ( $N = 98$ ) egyéb tudományos céllal további 35 napig fogságban tartottam *ad libitum* táplálás mellett, végül a szülők befogási helyén szabadon engedtem.

#### 3.3.4.4 Statisztikai módszerek

Az UV-redukálás hatásosságának vizsgálatához GLM-eket használtam, melyekben a hím csoportok (UV redukált, kontroll, 2011 intakt, 2010 intakt) szerepeltek faktor változóként, az UV intenzitás vagy relatív UV intenzitás pedig függő változóként. Az UV manipuláció után az UV és kékinzítés, relatív UV és kékinzítés, valamint teljes intenzitás értékeket újra összehasonlítottam az UV-redukált és kontroll csoportok között azzal a céllal, hogy megbizonyosodjak, a kezelés elérte a kívánt hatást. Végül, a nőtények párválasztási preferenciáját páros t-próbával teszteltem. Az analízist nem paraméteres teszttel (Wilcoxon matched-pairs test) is elvégeztem, hogy elkerüljem a frekvencia változó okozta esetleges problémákat. Ennek során az UV redukált, illetve a kontroll hímhez tartozó nőtény észlelésszámot hasonlítottam össze a hím párokban.

Először GLM-ek segítségével, modellegyszerűsítést (Backward Stepwise Model Selection) alkalmazva vizsgáltam az anyai befektetés mértékét a fészekaljméret tekintetében. Az egyedi tojástömeg esetében Általános Lineáris Kevert Modelleket (General Linear Mixed Model, GLMM) alkalmaztam. Az első modellben (GLM) a fészekaljméret volt a függő változó, az apák státusza (preferált / nem preferált), az anya SVL-e és a hímek átlag SVL-e (eltérés maximum 2 mm) pedig a magyarázó változók. A második modellben (GLMM) a tojások egyedi tömege volt a függő változó, a magyarázó változók pedig fészekaljméret (kováltozó), a hímek státusza (fix faktor), az anya SVL-e (kováltozó), a hímek átlag SVL-e (kováltozó) és a fészekalj azonosító (random faktor) voltak. A random faktorra a fészekaljon belüli tojások függetlenségének hiánya miatt volt szükség. Mivel az anyai kondíciónak (testtömeg-SVL reziduális) hatása lehet mind a fészekaljméretre, mind pedig a tojások egyedi tömegére, így mindkét modellben korrigáltam az anyai kondícióra. A statisztikai analíziseket az SPSS (IBM SPSS Statistics 19) programcsomaggal végeztem.

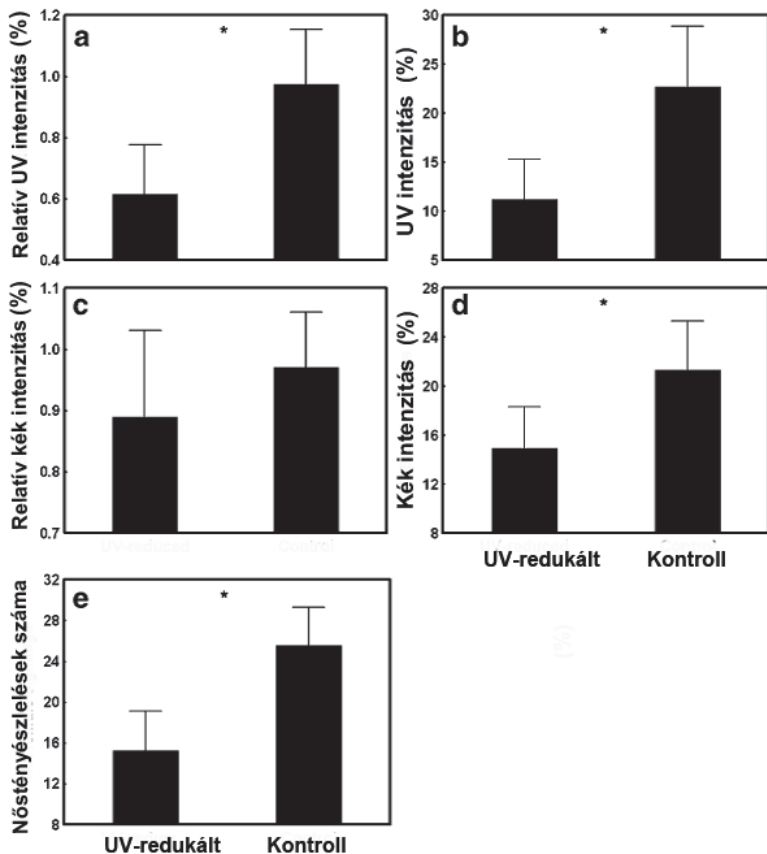


## 4 Eredmények

### 4.1 Nőstények párválasztása

A páros t-tesztek szerint a hímek manipulálása után az UV-redukált hímek UV intenzitás és relatív UV intenzitás értéke szignifikánsan alacsonyabb volt a kontroll hímekénél (UV intenzitás:  $t_{15} = -3,75$ ,  $P = 0,002$ ; relatív UV intenzitás:  $t_{15} = -3,34$ ,  $P = 0,004$ ; 1., 2. és 8a, b ábra). Nem találtam szignifikáns különbséget a relatív kékintenzitás esetében a kezelési csoportok között ( $t_{15} = -1,16$ ,  $P = 0,262$ ; 1. és 8c ábra), azonban a kékintenzitás szignifikánsan alacsonyabb volt az UV-redukált hímeknél, mint a kontroll hímeknél ( $t_{15} = -3,38$ ,  $P = 0,004$ ; 1. és 8d ábra). Így elmondható, hogy a kezelésünk elsősorban a céltartományt érintette, hiszen csökkentette az UV reflektanciát mind abszolút, mind relatív értelemben, s noha a reflektancia csökkenés a kék tartományt is érintette, a kékintenzitás relatív értéke nem csökkent szignifikánsan. (1. és 5. ábra).

A nőstények térbeli eloszlását a kezelésünk szignifikáns mértékben befolyásolta ( $t_{15} = -3,02$ ,  $p = 0,008$ ; 8e ábra). A nem paraméteres (Wilcoxon matched-pairs test) próba az előzővel megegyező eredményt adott ( $Z = 2,66$ ,  $N = 16$ ,  $p = 0,008$ ). A zöld gyík nőstények tehát a kontroll hímeket preferálták, más szóval térben az intenzívebb UV reflektanciájú hímek közelében gyakrabban tartózkodtak.



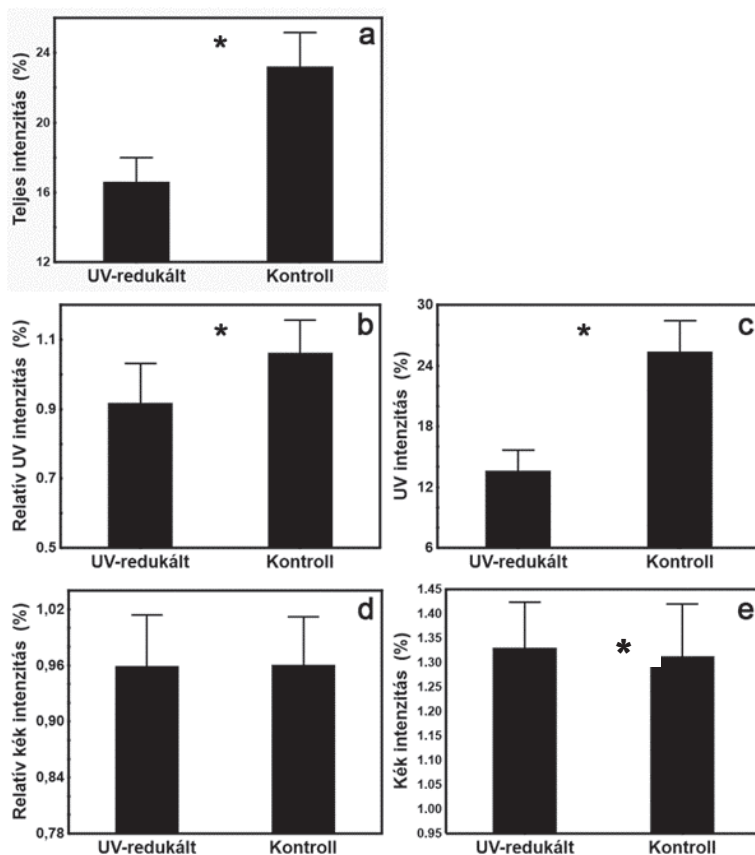
8. ábra

A színjellemzők összehasonlítása (az UV-redukáló és kontroll kezelést követően; a—d), valamint a nőstény észlelések száma (e) a kontroll és UV-redukált hímek esetében. Az ábrán az átlagok és a 95% konfidenciaintervallumok láthatók. A csillagozott ábrák szignifikáns különbségeket jelölnek.

#### 4.2 Hím-hím versengés

A kezelés után az UV-redukált hímek UV-színezeti változói szignifikánsan alacsonyabbak voltak, mint a kontroll hímekéi, és a teljes intenzitás változása a kék tartományt is érintette (UV intenzitás:  $t_{16} = -3.90$ ,  $P = 0.001$ , 9c ábra; relatív UV intenzitás:  $t_{16}$

$= -2,391$ ,  $P = 0,03$ , 9b ábra; teljes intenzitás:  $t_{16} = -3,711$ ,  $P = 0,002$ , 9a ábra; kékintenzitás:  $t_{16} = -3,45$ ,  $P = 0,003$ , 9e ábra), míg a relatív kékintenzitásban a két csoport nem különbözött ( $t_{16} = -0,021$ ,  $P = 0,98$ , 9d ábra). Így az UV reflektanciát redukáló kezelést hatásosnak bizonyult (és elég erős volt ahhoz, hogy a teljes és kékintenzitásra is hatással legyen, 6. ábra). A khi-négyzet próba eredménye szerint a hímek torokfoltjának UV reflektanciája prediktálta a versengésbeli sikerességet ( $\chi^2_1 = 5,24$ ;  $P = 0,02$ ). A 17 érvényes tesztből, amelyekben a hímek agresszív viselkedést mutattak, az UV-redukált egyedek 15 esetben vesztesként kerültek ki.



**9. ábra**

A színjellemzők összehasonlítása (az UV-redukáló és kontroll kezelést követően; a—e) a kontroll és UV-redukált hímek esetében. Az ábrán az átlagok és a 95% konfidenciaintervallumok láthatók. A csillagozott ábrarészek szignifikáns különbségeket jelölnek.

### 4.3 Színfejlődés

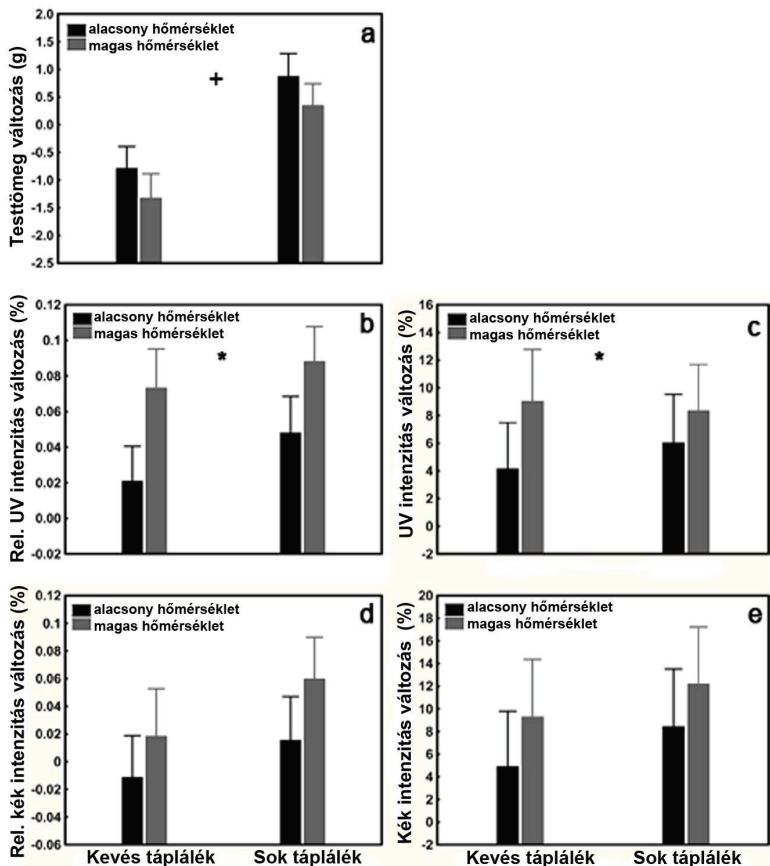
A GLM a táplálékellátottság szignifikáns hatását mutatta a testtömegre (1. táblázat). A „táplálék” kezelés hatásos volt, mivel a hímek testtömege a „kevés táplálék” kezelés hatására csökkent, a „sok táplálék” kezelés hatására pedig növekedett (10a ábra). A hőmérsékleti kezelés és az SVL nem mutatott szignifikáns hatást a testtömegre a kísérleti periódus során (1. táblázat). A relatív UV intenzitás növekedésének mértékét a hőmérsékleti kezelés volt szignifikáns hatással (1. táblázat). Míg a relatív UV intenzitás minden kísérleti csoportban növekedett, a „magas hőmérséklet” kezelés hatására a növekedés szignifikánsan nagyobb volt (10b ábra). A hőmérsékleti kezelésnek az UV intenzitásra is hatása volt (1. táblázat). Az UV intenzitás a relatív UV intenzitáshoz hasonló, de gyengébb összefüggést mutatott (10b, c ábra). Sem az relatív UV intenzitást, sem az UV intenzitást nem befolyásolta a táplálék kezelés vagy az SVL (1. táblázat). Egyik kezelésnek sem volt szignifikáns hatása a kékintenzitásra vagy a relatív kékintenzitásra (1. táblázat, 10d, e ábra) vagy a teljes intenzitásra (1. táblázat). Az UV-reflektancia pozitív változása (mind abszolút, mind relatív értelemben) valamennyi csoportban nem meglepő, ugyanis a természetben a nászszínezet a hibernációból való ébredés után egyre inkább kifejezetté válik, és maximális intenzitását a szaporodási időszakban éri el.

1. táblázat

A testtömeg és a színezeti jellemzők változásai a hőmérséklet és a táplálék kezelés hatására. A táblázatban az  $F$  értékeket tüntettem fel (numerátor  $df = 1$ , denominátor  $df = 52$ ). (A modellek részletes leírását ld. 3.3.3.3 *Statistikai módszerek*)

	Tömeg	Teljes intenzitás	Rel. UV- intenzitás	UV- intenzitás	Rel. kék- intenzitás	Kék- intenzitás
Táplálék (T)	15,92**	0,02	1,02	0,12	1,11	0,24
Hőmérséklet (H)	1,71	2,08	5,09*	4,26*	1,36	3,26 <sup>§</sup>
SVL	0,68	3,01	< 0,01	1,43	1,05	1,16
T × H	< 0,001	0,46	0,09	0,56	0,05	0,61

\*\*  $P < 0,01$ ; \*  $P < 0,05$ ; <sup>§</sup>  $P < 0,1$



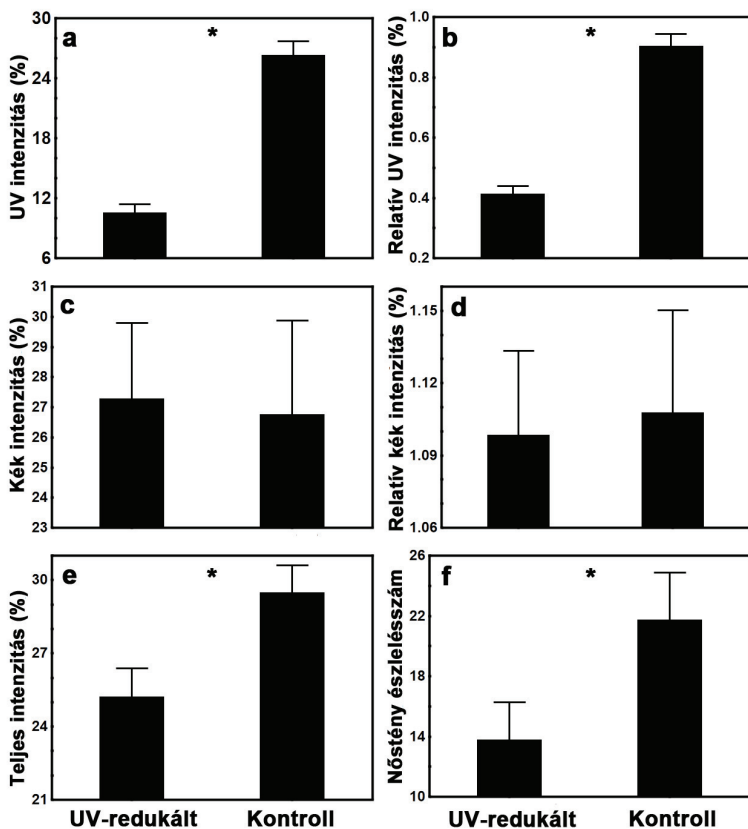
10. ábra

A táplálék és hőmérsékleti kezelés hatása a testtömeg (a), valamint a hímek torokfoltjának relatív (b); relatív UV intenzitás és abszolút (c); UV intenzitás UV-reflektancia, valamint a relatív (d); relatív kékintenzitás) és abszolút kék reflektancia (e; kékintenzitás) változására a 30 napos kísérleti periódus során. A „+” jel a táplálék kezelés szignifikáns hatásait, míg a „\*” jel a hőmérsékleti kezelés szignifikáns hatásait jelöli. Az ábrán csoportatlalagokat és 95 %-os konfidenciaintervallumokat tüntettem fel.

#### 4.4 Anyai befektetés

A hímek manipulálása után az UV-redukált hímek teljes intenzitás, UV intenzitás és relatív UV intenzitás értéke szignifikánsan alacsonyabb volt a kontroll hímekénél (UV intenzitás:  $t_{28} = -11,10$ ,  $P < 0,001$ , 11a ábra; relatív UV intenzitás:  $t_{28} = -25,68$ ,  $P < 0,001$ , 11b ábra; teljes intenzitás:  $t_{28} = -3,21$ ,  $P < 0,01$ , 11e ábra). Nem találtunk szignifikáns különbséget a kék chroma és kék brightness esetében a kezelési csoportok között (kékintenzitás:  $t_{34} = -0,687$ ,  $P = 0,497$ ; 11c ábra; relatív kékintenzitás:  $t_{28} = -0,35$ ,  $P = 0,728$ , 11d ábra). Így elmondható, hogy a kezelésem túlnyomórészt a céltartományt érintette, hiszen csökkentette az UV reflektanciát mind abszolút, mind relatív értelemben, a kék tartomány pedig nem csökkent szignifikánsan.

A nőtények térbeli eloszlását a kezelés szignifikáns mértékben befolyásolta ( $t_{28} = -2,99$ ,  $p < 0,01$ , 11f ábra). A nem paraméteres teszt hasonló eredményt adott ( $Z = 2,63$ ,  $N = 29$ ,  $P < 0,01$ ). A zöld gyík nőtények tehát a kontroll hímeket preferálták, más szóval térben az intenzívebb UV reflektanciájú hímek közelében gyakrabban tartózkodtak.



11. ábra

A színjellemzők összehasonlítása (az UV-redukáló és kontroll kezelést követően; a—e), valamint a nőstény észlelések száma (f) az UV-redukált és kontroll hímek esetében. Az ábrán az átlagok és a 95% konfidenciaintervallumok láthatók. A csillagozott ábrarészek szignifikáns különbségeket jelölnek.

A GLM eredménye szerint a fészekalj méretet a nőstényeknek választásra felkínált hímek átlagos SVL-e (a párokon belüli maximális eltérés 2 mm volt) befolyásolta. A nagyobb hímek közül választó nőstények több tojást raktak (2. táblázat, 12. ábra). A hímek státuszának

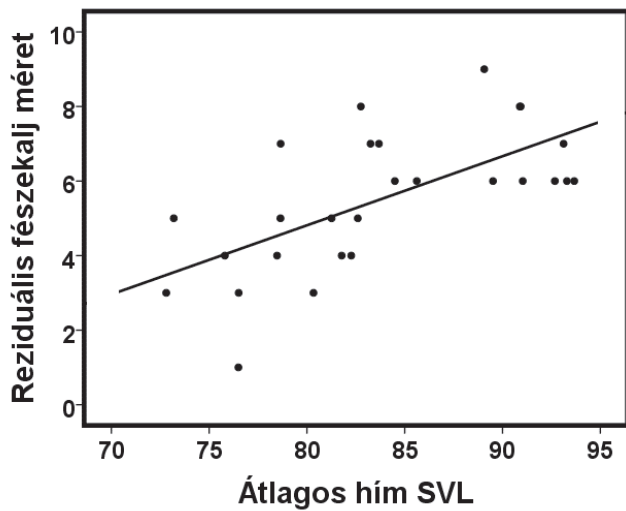


(preferált vagy nem preferált), illetve a nőstények SVL-ének és kondíciójának nem volt szignifikáns hatása a fészekaljméretre (2. táblázat).

## 2. táblázat

A fészekalj méret és a különböző szülői jellemzők, valamint a preferencia kapcsolatán futtatott GLM eredményei. A táblázatban az  $F$  értékeket tüntettem fel (numerátor  $df = 1$ , denominátor  $df = 24$ ). A nem szignifikáns összefüggéseknél a modellszelekció során eltávolításkor mutatott  $F$  értékek szerepelnek (A modell a részletes leírását ld. 3.3.4.4 Statisztikai módszerek.)

	<i>Fészekalj méret</i>
Preferencia	1,85
Átlagos hím SVL	16,45**
Anyá SVL	1,23
Anyá kondíció	0,02
** $P < 0.001$	



**12. ábra**

A fészekaljméret és a hímek átlagos testméretének (SVL) kapcsolata. A fészekalj méretet a modellreziduálisokkal ábrázoltam.

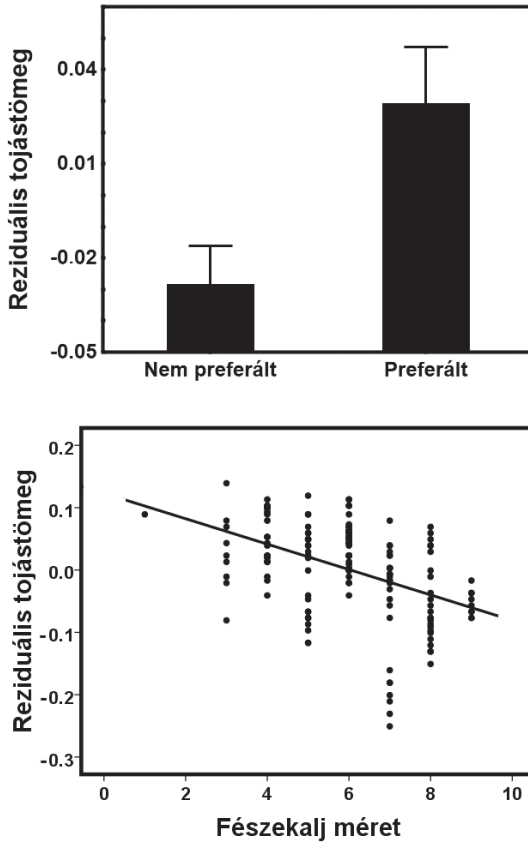
A GLMM alapján a hím preferencia-státusza befolyásolta a fészekalj méretre és az anya kondíciójára korrigált tojástömeget (3. táblázat): a preferált hímeiktől származó tojások nehezebbek voltak (13a ábra). A tojások tömegét a fészekalj méret negatívan befolyásolta (3. táblázat, 13b ábra): a nagyobb fészekaljokban kisebb tömegű tojások voltak. Ugyanakkor marginális összefüggés mutatkozott az átlagos hím SVL és a tojástömeg között is (3. táblázat).

### 3. táblázat

Az egyedi tojástömeg és a különböző szülői jellemzők (ld. feljebb), valamint a preferencia kapcsolatán futtatott GLMM eredményei. A táblázatban az  $F$  értékeket tüntettem fel (numerátor  $df = 1$ , denominátor  $df = 28$ ). A nem szignifikáns összefüggéseknél a modellszelekció során eltávolításra került  $F$  értékek szerepelnek (A modell a részletes leírását ld. 3.3.4.4 *Statistikai módszerek*.)

	<i>Tojástömeg</i>
Preferencia	5,07*
Átlagos hím SVL	3,51 <sup>§</sup>
Anya SVL	0,08
Anya kondíció	0,05
Fészekalj méret	6,92*

\*  $P < 0.05$ ; <sup>§</sup>  $P = 0.073$



### 13. ábra

A tojások egyedi tömegének összehasonlítása a preferált és nem preferált hímek függvényében (a) (az ábrán az átlagok és a 95% konfidenciaintervallum látható), illetve a tojástömeg és a fészekalj méret (b) kapcsolata. A tojástömeget a modellreziduálisokkal ábrázoltam.

## 5 Értékelés

Az értekezésben bemutatott vizsgálatok eredményei több kontextusban is bizonyítékot találtak a zöld gyík hímek UV tartományú nácsszínezetének fontosságára. Először a nőstények párválasztását befolyásoló bélyegként sikerült azonosítani olyan módon, hogy hatását egyéb, a preferenciára potenciálisan ható faktortól függetlenül teszteltem. Ennek köszönhetően elsőként írtam le strukturális színezeti jelzés által befolyásolt nőstény párválasztást egy hullófajnál. Másodszor, az UV-színezet hímversengés kimenetelét prediktáló szerepét tártam fel a párválasztásos kísérletekkel megegyező, manipulatív megközelítést alkalmazva. Harmadszor, a szexuálisan szelektált bélyeg költségvonzatának feltárása céljából végzett manipulatív kísérlet során arra találtam bizonyítékot, hogy az ektoterm állatok számára a magas hőmérséklet fenntartása komoly költségként jelentkezhet a jelzés kialakításakor. Végül, összefüggést mutattam ki az anyai befektetés egyik alapvető formája, a tojások tömege, valamint a hímek preferencia státusza között. Eredményeim elsőként mutatnak be közvetlen kapcsolatot egy ivari jelzés és a differenciális allokáció között oly módon, hogy a természetes jelzés random manipulációjára mutatott preferencia okozza az eltérő anyai befektetést, s ez pedig az UV-színezet fontosságát mutatja az anyai hatások alakulása során. Az alábbiakban az egyes kísérletek eredményeit részletesen értékelem.

### 5.1 Az UV-színezet szerepe a szexuális szelekcióban

Eredményeim szerint az UV-színezetnek mind a nőstények párválasztásában, mind pedig a hím-hím versengésben fontos szerepe van. A párválasztás során a receptív, de még nem pázott nőstény zöld gyíkok gyakrabban tartózkodtak azon hímeknek a közelében, amelyek magasabb relatív UV intenzitású torokfoltot viseltek a kísérletesen redukált UV-színezetű hímek ellenében. A kísérleti elrendezésnek köszönhetően a nőstények kizárólag a hímek vizuális bélyegeinek becslése alapján dönthettek, mivel a kémiai anyagok átjutása a térrészek között nem volt lehetséges. Mivel a hím párok UV-redukált és kontroll nem különböztek szisztematikusan egyéb morfológiai karaktereikben, a nőstények ezek alapján nem hozhattak döntést. Ugyanakkor nem zárhatjuk ki a kékintenzítás (de nem a relatív kékinzenzítás) potenciális szerepét sem, hiszen a kezelési csoportok ebben is különböztek. Az UV-színezeti szignálok alapuló nőstény párválasztási preferenciát többször sikerült kimutatni madaraknál (Bennett *et al.* 1996, 1997, Andersson & Amundsen 1997, Andersson *et al.* 1998, Pearn *et al.* 2001), halaknál (Smith *et al.* 2002, Boulcott *et al.* 2005) és gerincteleneknél is (Kemp 2008, Li *et al.* 2008), de tudomásom szerint ez az első alkalom,

hogy egy hüllőfajnál a színezeti (beleértve a pigment-alapú színeket is) szignálra mutatott preferenciát sikerült bizonyítani.

Annak ellenére, hogy egyes szerzők szerint a gyíkoknál a nőstények általában nem választanak / választhatnak a potenciális szaporodó partnerek közül (Olsson & Madsen 1995, Tokarz 1995), mégis vannak olyan tanulmányok, amelyek bizonyítékot találtak az aktív párválasztásra ebben a taxonban. Elsősorban a hímek testmérete bizonyult a párválasztási preferencia során szignálfunkciót betöltő tulajdonságnak, ami nagyban befolyásolja a hím szaporodási sikerét (Stamps 1983, Ruby 1984, Cooper & Vitt 1993, Martín & Forsman 1999). A színezeten alapuló párválasztást azonban csak jóval kevesebb tanulmány vizsgálta a gyíkok körében. Például egy többváltozós megközelítésben Hamilton & Sullivan (2004) arra utaló adatokat közölt, mely szerint a hím testmérete mellett a fejméret és a farok látható tartományú színezettsége szintén attraktív bélyegként funkcionál egy békagyík faj, az *Urosaurus ornatus* nőstények párválasztása során. Ugyanakkor ezeket az összefüggéseket a szerzők párválasztásos kísérletekkel nem tudták igazolni, és a szóban forgó színezetet sem műszeresen mérték, hanem színskála alapján becsülték (Hamilton & Sullivan 2004). A színezet-alapú párválasztási preferencia jelenlétére utaló eredményeket kaptak néhány olyan tanulmányban is, amelyekben populációszintű összehasonlításokat végeztek (Baird *et al.* 1997; Kwiatowski & Sullivan 2002) illetve terepi korrelatív vizsgálatokban során (Salvador & Veiga 2001; Salvador *et al.* 2008). A fenti tanulmányok legnagyobb hátránya, hogy a színezeti bélyegek minőségének meghatározása rendkívül szubjektív módon történt, továbbá, hogy a nem látható tartományú színezeti szignálok, pl. az UV-színezet párválasztási preferenciában betöltött szerepét nem vizsgálták (de lásd pl. LeBas & Marshall 2000, 2001). Az egyetlen vizsgálat, amely az UV-színezet párválasztásban betöltött szerepére talált bizonyítékot, LeBas és Marshall (2000) munkája, amelyben egy fordított ivari szerepeket mutató agámáfaj, a *Ctenophorus ornatus* himjeinél találtak párválasztási preferenciát a nőstények intenzívebb relatív UV intenzitására.

A strukturális színezeti bélyegek költségességére csak az utóbbi időben találtak bizonyítékot, például hogy kondíciófüggő lehet, és jelentős költségek kapcsolódhatnak a kialakításához és fenntartásához (Olsson 1993, Simmons & Bailey 1993, McGraw *et al.* 2002, Siefferman & Hill 2005b), valamint, hogy környezeti kényszerek hathatnak rá (Figuerola & Senar 2005, Penteriani *et al.* 2006). Felmerül a kérdés, miért preferálják a nőstény zöld

gyíkok az intenzívebb UV reflektanciájú hímeket, vagyis miért előnyös egy ilyen hímekkel párba állni?

A legvalószínűbb – de nem kizárólagos – magyarázatok szerint az intenzív UV-reflektancia egyaránt jelezheti (1) a hím minőségét (ez nemcsak a genetikai minőség lehet, de pl. egészségi állapot is) vagy (2) a hím által használt territórium minőségét. Egy közelrokon gyíkfajon (*Lacerta schreiberi*) végzett vizsgálat tanulsága szerint egyazon bélyeg különböző komponensei révén (többszörös színezeti jelzés) az egyedek egyszerre közölhetnek információt az egészségi állapotukról, dominanciarangjukról és reprodukciós státuszukról (Martin & López 2009). Egy másik *L. viridis* populációban Václav és munkatársai (2007) kimutatták, hogy a színezet különböző komponensei (az UV nem volt köztük) összefüggést mutattak a kullancsok általi fertőzöttség mértékével. Az általam vizsgált *L. viridis* populációban egy másik tanulmány (Molnár *et al.* 2012) a torok teljes intenzitása és a kullancsok általi fertőzöttség között negatív kapcsolatot talált, a torokszínezet relatív UV intenzitása pedig kondíciófüggőnek bizonyult. Ezek az összefüggések arra engednek következtetni, hogy a strukturális torokszínezet az egészségi állapot jelzésére alkalmas lehet. Eredményeim szerint az előnyös környezeti feltételek egy része (hőmérséklet) pozitív irányban befolyásolja az UV-színezet kialakulását (ld. 4. Eredmények, 4.3 Színfejlődés), ami arra utal, hogy az intenzív UV-színezet valóban az egyedi kondíciótól függő bélyeg, s így őszinte jelzőként működhet.

Az UV-színezet jelentőségére utaló eredményeket mutattak a hím-hím versengést vizsgáló kísérletek is. A manipulatív módon csökkentett UV reflektanciájú torokfoltot viselő zöld gyík hímek nagyobb valószínűséggel kerültek ki vesztésként a küzdelmekből, mint a kontroll hímek. Eredményeim elsősorban azért fontosak, mert a kísérleti elrendezésnek köszönhetően az eltérő módon kezelt (UV-redukált és kontroll) hímek nem különbözhetek szisztematikusan egyéb, a színezeti szignállal esetleg korreláló tulajdonságban. Ennek következtében a manipulált UV-színezet volt az egyetlen bélyeg, ami a versengésbeli sikerességet 88 %-os valószínűséggel prediktálta, ezért elmondható, hogy a torokfolt UV reflektanciája hím minőségjelző szignálként funkcionál a zöld gyíknál.

Random összeállított hímpárok esetében a testméret önmagában, illetve a fejmérettel kombinált testméret azok a tulajdonságok, amelyek determinálhatják a versengésbeli sikerességet (Cooper & Vitt 1993, Censky 1995, Salvador & Veiga 2001). Lehetséges, hogy ezen különbségek megbecslése problematikus a hímek számára, esetleg jelentős időt vehet

igénybe. A harci képességet jelző ivari szignálok lehetőséget teremtenek arra, hogy a hímek a jelzés becsülésével információt kapjanak a vetélytárs dominanciájáról vagy agresszivitásáról. Ezáltal megbecsülhetik a győzelem valószínűségét, s így elkerülhetik az energetikailag költséges összecsapást, csökkenthetik a sérülés valószínűségét, és a versengés során megnövekedő predációs kockázatot (Zuk & Kolluru 1998, López *et al.* 2004), energiát és időt megtakarítva ezzel, ami egyéb fontos funkciókra, mint a táplálékkeresésre, szaporodó partnerek keresésére vagy termoregulációra fordítható (Whiting *et al.* 2003).

A dominanciát vagy agressziót jelző státusz szignálok jelenlétét több taxonban is sikerült kimutatni (Siebeck 2004, Siefferman & Hill 2005b, Stapley & Whiting 2006, Whiting *et al.* 2006). A *P. broadley* esetében például az UV-reflektancia a hímek harci képessége jelzőjének bizonyult egy terepi korrelatív vizsgálat során (Whiting *et al.* 2006). Ennél a fajnál a nagyobb testű, és a versengésben sikeresebb hímek intenzívebb UV-színezetet fejlesztenek. A bélyeg manipulálásával végzett másik kísérlet azonban kimutatta, hogy az UV-színezet nem prediktálta a versengésbeli sikerességet azokban a küzdelmekben, ahol fizikai összeütközésig fokozódott az agresszív interakció (Stapley & Whiting 2006). Ez valószínűleg abból adódik, hogy a bélyeg redukálása a küzdelemben fontos tulajdonságokat (pl. méret, harapási erő, agresszió) nem befolyásolja, így amikor a hímek összecsaptak, ezek a tulajdonságok döntötték el a harcot.

Kísérletemben a hímek igen gyakran mutatták az agresszió jeleit, de csak ritkán bontakoztak ki valódi, fizikai összecsapások. Azonban amikor ilyen összeütközések kialakultak, a színezetnek akkor is hatása volt a versengés kimenetére. Ennek az lehet az egyik magyarázata, hogy a kontroll hímek egy redukált színezetű ellenféllel találták szemben magukat, ami megnövekedett agresszióhoz vezetett a részükről, s így a manipulált hím az agresszívabb fellépés hatására meghátrált. Végül 20 esetből 17 alkalommal, a hím párok egyik tagja visszavonult, és megpróbált elmenekülni a vetélytárs elől, aki ezután is tovább üldözte. Ez azt mutatja, hogy a hímek a döntéseiket legtöbbször a fizikai összeütközés kockázatának vállalása nélkül hozhatták meg. Mivel a kísérletekben résztvevő hím párok tagjai nem különböztek szisztematikusan a morfológiai változókban, feltehetően a manipulált UV szignál lehetett az egyetlen alapja a vetélytársak döntésének. A kapott mintázat egy lehetséges magyarázata, hogy a torokszínezet erősítő szignálként segíti elő a fejméret becsülését, ami gyakran korrelál a harapási erővel (Lappin *et al.* 2006), így a hímek a torokszínezet segítségével pontosabb információt szereznek az ellenfél harapási erejére vonatkozóan (Martín & López 2009).



Azok az ivari szignálok, amelyek jelentőséggel bírnak valamely kontextusban (az inter- vagy az intraszexuális szelekcióban), nem feltétlenül lesznek fontosak a másikban is (Andersson 1994, Martín & López 2009). Az általam végzett vizsgálatok alapján a zöld gyíknál a torokfolt UV reflektanciája a nőstények párválasztásában már fontos bélyegnek bizonyult (ld. 4. Eredmények, 4.1 Nőstények párválasztása), ezen eredményeim szerint pedig a hím-hím versengés kimenetét is prediktálja, amennyiben a versengő felek között nincs számottevő testméretbeli különbség. A tény, hogy a bélyeg mindkét kontextusban rendelkezik valamiféle funkcióval, nagyon valószínűtlenné teszi, hogy Fisher-féle elszaladó szelekció (Fisher 1915) alakította volna ki, hiszen ez esetben kizárólag a párválasztási preferencia alakulására lenne hatással. Az UV-színezet költségességére vonatkozó eredményeket csak az utóbbi időben találtak (Prum 2006), például a *Lacerta schreiberi* esetében az UV-színezet negatív kapcsolatot mutat az egészségi állapottal (Martín & López 2009). Egy terepi korrelatív vizsgálatban a zöld gyíknál a relatív UV intenzitás negatívan korrelált a kondícióval (Molnár *et al.* 2012), valamint, a színfejlődést vizsgáló manipulatív kísérletem eredményei szerint az évenkénti kifejeződése az optimális magas testhőmérséklet elérésének függvénye (ld. 4. Eredmények, 4.3 Színfejlődés), ami arra utal, hogy az UV-színezetnek valóban jelentős költségvonzata van (ami a megfelelően magas testhőmérséklet elérésének kényszerében mutatkozik meg), és így az egyedi minőség őszinte jelzése lehet. A jelen kísérlet eredményei összhangban vannak ezzel az elképzeléssel; a torokfolt UV-színezete ugyanis a versengésbeli sikeresség hatékony jelzőjeként működik, lehetőséget teremtve arra, hogy a zöld gyík hímek a kockázatos fizikai összeütközés felvállalása nélkül dönthessenek a szociális hierarchia alakulásáról.

Összefoglalva, eredményeimből három különböző szintű következtetést lehet levonni a gyíkok szexuális szelekciójára vonatkozóan. Először, manipulatív megközelítéssel sikerült párválasztási preferenciát kimutatni egy hím tulajdonságra egy elterjedt gyíkfajnál. Ez elsősorban azért fontos eredmény, mert az eddig széles körben elfogadott vélekedés szerint a nőstény gyíkoknak nincs lehetőségük a párzás kontrollálására (Olsson & Madsen 1995; Tokarz 1995), és hogy a szaporodó partnerüket (végső soron az utódaik apját) csak a spermiumok szintjén választhatják ki (Olsson & Madsen 1995, 1998). Másodszor, a hímek UV-színezeti jelzése az, ami önmagában befolyásolta mind a nőstények párválasztását, mind pedig a hím-hím versengést, és nem csupán egyes testrészek mérete. Az ilyen jelenségre utaló adatokra csak ritkán találunk példát az irodalomban, és azok a vizsgálatok, ahol a színezetet objektív módon becsülik, a preferenciát pedig sztenderd körülmények között, manipulatív kísérletekben értékelik, rendkívül ritkák. Harmadszor, ez az első olyan tanulmány, amelyben

egy UV-színezeti szignál szerepét sikerült kimutatni a nőstények párválasztási preferenciájában egy hullófajnál. Mivel az UV-színezet ennél a fajnál mind az agresszív interakciók kimenetének eldöntésében, mind pedig a nőstények párválasztásában funkcióval bír, az UV, illetve más strukturális színezetek is nagyobb jelentőséggel bírhatnak a szexuális szelekció során, mint azt korábban feltételezték.

### 5.3 Az UV-színezet költsége

A zöld gyík szexuális szelekció alatt álló strukturális nászszínezetének kifejeződését a magas hőmérsékleten töltött idő befolyásolta (ld. 4. Eredmények: 4.3 Színfejlődés). Érdekes eredmény, hogy a táplálék ellátottság, amely hatással volt a kondícióra, nem befolyásolta az UV-színezet kialakulását. Továbbá, a magas testhőmérséklet fenntartására fordítható idő úgy prediktálta az UV-reflektancia növekedésének mértékét (mind abszolút, mind relatív értelemben) a szaporodási időszak előtti periódusban, hogy nem volt hatással a kondíció alakulására. A hőmérsékleti kezelésnek nem volt hatása a teljes intenzitásra és a kék reflektanciára, kizárólag az UV tartományt érintette, támogatva azt a feltételezést, hogy az UV-színezet önálló szignálként értelmezhető. Felmerülhet a kérdés, vajon az UV-színezet intenzitásának különbségét a hőmérsékleti kezelések között nem a krónikus stressz okozta-e. Ez kevésbé valószínűsíthető több okból is. Egyrészt, mivel a testtömeg valamennyi kezelési csoportban növekedett, így vélhetően az állatok nem voltak kitéve akut stressznek, hiszen annak elsőként megmutatkozó jele a testtömeg-csökkenése (Siegel 1980). Másrészt, az, hogy a tápláléknak hatása volt a testtömeg-növekedés mértékére, de nem volt hatása az UV-színezeti intenzitás növekedés mértékére, szintén arra utal, hogy a csoportok közötti eltérést nem a stressz okozta. Harmadrészt, mivel az állatok UV-színezetének intenzitása valamennyi kezelési csoportban növekedett (csak a növekedés mértékében tértek el), így esetlegesen fellépő stressz vélhetően nem akadályozta meg őket a nászszínezet kialakításában, inkább az eltérő hőmérsékleti viszonyok befolyásolták a színezet kifejeződésének mértékét.

Tudomásom szerint nem állnak rendelkezésre adatok arra vonatkozólag, hogy a hőmérséklet pontosan milyen mechanizmusokon keresztül hathat a struktúrszínezet kialakulására ektoterm állatokban. Mivel azonban a zöld gyík strukturális nászszínezete dinamikus szignál (hiszen minden évben a szaporodási időszak előtt jelenik meg, eléri egy csúcshintenzitást, majd eltűnik a szaporodási időszak után), a környezeti faktorok feltétlenül hatással lehetnek rá (Penteriani *et al.* 2006). A struktúrszín minősége a fényviszszaverő és fényszóró struktúrák mennyiségétől és szerkezeti rendezettségétől függ. A

környezeti stressz gátolhatja azoknak a biokémiai reakcióknak a normális működését, amelyek során az ultrastruktúrák kialakulnak, így ezek a stresszfaktorok befolyásolhatják a struktúrszínek kialakulását, ahogy azt egy pillangófaj esetében találták (Kemp & Rutowski 2007). Az alacsony hőmérséklet struktúrszínezetre gyakorolt hatásának közvetlen, mechanisztikus nézőpontú magyarázatára több elképzelés is létezik: rövidtávú színezetváltozást eredményezhet például a nanostruktúrák elmozdulása a fényvisszaverő réteg sejtjein belül (Grether *et al.* 2004), és elképzelhető, hogy a környezeti faktorok ehhez hasonló, de hosszútávú hatással bírnak. A másik lehetséges magyarázat a kültakaró sötétedését előidéző melaninhoz kötődik. Ez a pigment gyakran megtalálható a struktúrszínezetet létrehozó réteg alatt, felerősítve az annak megfelelő tartományokban való fényvisszaverést (Quinn *et al.* 2003). Amennyiben a pigment szintézise hőmérsékletfüggő, az alacsony testhőmérséklet hatására kevesebb melanin termelődhet, így eredményezve kevésbé intenzív struktúrszínezetet. Egy harmadik alternatívát jelenthet, hogy a fejlődési stabilitás az ektoterm állatoknál hőmérsékletfüggő (Imasheva *et al.* 1997), így a szuboptimális hőmérséklet a normálisnál kevésbé intenzív szezonális színezetfejlődést okoz még a felnőttekben is.

A klasszikus elméletek szerint a költséges jelzések ösztintek, és költségeik arányosak a viselő minőségével (Zahavi 1975, Grafen 1990). A költséges jelzések sokszor kondíciófüggőek, s mind a kondíció, mind pedig a szexuális jelzés kondíciófüggése is öröklődik, ami lehetőséget teremt a szelekcióra (Andersson 1982, Iwasa *et al.* 1991). Maga a kondíció azonban rengeteg lókuszt együttes hatására jön létre, s mivel az egyedek lókuszaiban található allélok igen sokfélék lehetnek, így a kondícióban és a kondíciófüggő jelzésben megmutatkozó nagymértékű variancia nem csökken, ami lehetővé teszi az ivari szignálok fennmaradását (Pomiankowski *et al.* 1991, Price *et al.* 1993, Lowe & Houle 1996, Hunt *et al.* 2004, Tomkins *et al.* 2004). Ahogy a jelzés költségessé válik, kondíciófüggés alakulhat ki, mert csak a jó minőségű egyedek engedhetik meg maguknak az intenzív bélyeg viselésének költségeit (Lowe & Houle 1996), ahogy egyes pigment-alapú színezetek esetében láthatjuk (Evans & Norris 1996, Senar 1999, Griggio *et al.* 2007, Hunt *et al.* 1999, Pearn *et al.* 2001, Alonso-Alvarez *et al.* 2004, Olsson *et al.* 2011). Ennek ellenére nem csak az energetikai költségek és metabolikus kényszerek hathatnak az ivari jelzések kialakulására és fenntartására, illetve kondíciófüggés sem feltétlenül alakul ki. Például ismeretesek olyan bélyegek, amelyek ösztintén jelzik az egyed hormonális szintjét (Bókonyi *et al.* 2008) immunaktivitását (Folstad & Carter 1992), fejlődési stabilitását (Fitzpatrick 1998, Andersson 1999), oxidatív egyensúlyát (Metcalf & Alonso-Alvarez 2010), parazitafertőzöttségét (McGraw & Hill 2000, Doucet & Montgomerie 2003) és általános egészségi állapotát (Doucet

& Montgomerie 2003, Soler *et al.* 2007), melyek az élettani állapot fontos jellemzői és hatással vannak a szaporodási sikerre, az általuk jelzett tulajdonságok pedig a túlélésre (Thomas *et al.* 2009). Arra is találunk példákat, hogy egy környezeti faktor befolyásolja a struktúrszínezet. Például a lárvakori forráselérhetőség manipulálása (tápnövény minőség és hideg/meleg hősokkok a metamorfózis alatt) szignifikáns hatással van a hímek szárnyszínézetének alakulására egy pillangófaj esetében (Kemp & Rutowski 2007, Kemp 2008). A zöld gyíknál talált eredményeim egy új például szolgálnak az olyan szexuálisan szelektált bélyegek létezésére, amelyeknél nem áll fenn kondíciófüggés, és az élettani állapot egyéb komponenseit jelezhetik, mint például a fiziológiai aktivitás (Roulin *et al.* 2000, Peters *et al.* 2011)

Az endotermekkel ellentétben az ektoterm poikiloterm állatok testhőmérséklete dinamikusan változhat a környezeti hőmérséklettel, ugyanakkor az élettani teljesítményük is intenzívebben változik (Angiletta 2009). A zöld gyík strukturális nászszínezetének kialakulása a magas élettani aktivitás fenntartása függvényében változhat, amire viszont a hőmérsékletnek van közvetlen hatása, és nem a rendelkezésre álló energiaforrásoknak. Továbbá, a kistestű ektotermek az optimális testhőmérsékletet főként viselkedési termoregulációval érik el (Stevenson 1985), ami költséges lehet a befektetett idő és energia, valamint a megnövekedett predációs kockázat és elszalasztott táplálkozási és szaporodási lehetőségek tekintetében (Huey & Slatkin 1976, Martín & López 2010). Így a magas testhőmérséklet, és az általa fenntartott magas élettani aktivitás termoregulációs költségei – különösen kora tavasszal egy mérsékeltövi hüllő esetében – a zöld gyík UV-színezeti szignáljának összintességét eredményezik.

Egy hároméves adatsoron végzett korrelatív vizsgálat negatív kapcsolatot tárt fel a zöld gyík hímek relatív UV intenzitása és kondíciója között (Molnár *et al.* 2012), ami arra utal, hogy az intenzív UV-színezet kialakítása és/vagy fenntartása közvetlen vagy közvetett költségeket ró a viselőjére. A jelenleg tárgyalt eredmények elvetik annak a valószínűségét, hogy az UV-színezet kialakítása közvetlen energia költségekkel jár, és egy alternatív magyarázatot kínál arra nézve, ahogy az UV-színezet költségessé válhat a pontos és hatékony termoreguláció igényén keresztül. Természetesen egyéb magyarázatok is lehetségesek, például a fajtársak nagyobb agresszivitása az intenzív bélyeg viselője felé.

Sem a jelenlegi, sem az említett hároméves vizsgálat nem tárt fel kapcsolatot az UV-színezet és a fejméret/ testméret között. Mivel a hüllők egész életük során növekednek, a testméret egyben korjelzőként is funkcionálhat a körükben az első néhány év során, amikor a növekedés a legintenzívebb. Ebből arra következtethetünk, hogy az UV-színezet korfüggetlen

minőségjelző bélyegként működhet a kifejlett, szaporodóképes állatoknál. Az is elképzelhető, hogy az UV-színezettel bíró torokfolt többszörös jelzésként funkcionál, és az – általam nem vizsgált – foltméret utal a fejméretre vagy testméretre, az UV-színezet pedig a viselő élettani állapotára. Ez az összefüggés magyarázná a testméret és a színezeti jelzés közötti kapcsolat hiányát. Sajnos ennek a tesztelésére a jelen vizsgálatban nem volt lehetőség, mivel nem tudom, van-e allometrikus kapcsolat a foltméret és a fejméret/testméret között.

Mindent egybevetve, a környezeti hőmérséklet hatása egy szexuálisan szelektált strukturális színezeti bélyegre arra enged következtetni, hogy a „hőmérséklet-élettan-tulajdonság” útvonalon keresztül működő fiziológiai állapotjelző funkciót ellátó bélyegek ugyanolyan fontossággal bírhatnak, mint a „táplálék-kondíció-tulajdonság” útvonalon keresztül működő kondíciófüggő szignálok.

#### **5.4 Az UV-színezet szerepe az anyai befektetésben**

A nőtények erős preferenciát mutattak az intenzívebb UV-színezetű hímek irányába, és eltérő módon investálnak a preferált és nem preferált hímektől származó fészekaljakba, ami a preferált hímektől származó tojások nagyobb tömegében (az anya kondíciójára és a fészekaljméretre is korrigálva) nyilvánult meg. Ugyanakkor a tojások tömegét a fészekalj mérete is befolyásolta, ami a tojásokba allokálható energia limitáltságát és a klasszikus tojászám – tojásméret csereviszonyt jelzi (Williams 2001). Érdekes továbbá, hogy azok a nőtények, amelyek nagyobb átlagos testméretű hímek közül választhattak, nagyobb fészekaljat raktak a hímek státuszától (preferált vagy nem preferált) függetlenül. A vizsgálatom egyedi, mivel (i) egy természetes ivari jelzésen alapul, (ii) a jelzést kísérletesen manipuláltam, (iii) a hímek minősége a különböző kezelésekben páronként vagy megegyezett vagy random módon tért el, és (iv) az apákat az aktuális nőtényválasz alapján osztottam ki a nőtényeknek. A fenti pontok alapján sikerült reprodukálnom egy hím (strukturális színezeti) jelzés és a hozzá köthető anyai befektetés közötti kapcsolatot minden egyéb nem vizsgált hatást kiküszöbölve. Más szavakkal, az általam vizsgált konkrét esetben a nőtényeknél megfigyelt differenciális allokációt a tojások méretébe a hím UV-színezeti szignálra mutatott preferencia önmagában okozhatta. A vizsgálat másik fontos eredménye, hogy a zöld gyík nőtények szaporodási befektetése a választásra felkínált hímek átlagos testméretétől függött, vagyis a nagyobb hímek közül választó nőtények mindenképpen nagyobb számú tojást raktak. Mivel a nőtények véletlenszerűen lettek beosztva az egyes tesztekbe, így a nagyobb

testű hímekhez ugyanakkora eséllyel kerülhettek kisebb és nagyobb testű nőtények; vagyis az összefüggést nem az okozza, hogy a nagyobb hímekkel nagyobb, a kisebb hímekkel pedig kisebb nőtények pározottak, emellett pedig a statisztikai tesztek során is korrigáltam a nőtény testméretére. Így a tény, hogy a hímek átlagos testmérete mindkét változóra (fészekalj méret és tojástömeg) hatással volt (bár a tojástömeg esetében az összefüggés marginális), a testméret, mint általános minőségjelző bélyeg szerepére utal.

Az életmenet elmélet predikciói szerint a nőtények egy adott szaporodási eseménybe fektetett energia mennyiségét, a nettó költség-haszon befolyásolja (Williams 1966), így a különböző minőségű hímekkel való szaporodásba eltérően fektetnek, hiszen eltérő lesz a rátermettségük (Burley 1988). A jelen értekezés eredményei a differenciális allokáció két alternatív predikciója (Pozitív differenciális allokáció és Kompenzációs stratégia, ld. 1.4 Anyai hatások) közül a pozitív differenciális allokációt támogatja, vagyis a zöld gyík nőtények az attraktívabb hímekkel való szaporodásba invesztálnak többet. A nőtények a megfelelő partner kiválasztásán túl különböző módokon képesek növelni az utódaik túlélését, ennek egyik módja az eltérő mértékű utódgondozás (Burley 1988, de Lope, & Moller 1993). A nőtények azonban már születés előtt is képesek befolyásolni a túlélő utódaik számát (Ricklefs 1977, Vitt & Congdon 1978), ezek között szerepel a tojásszám, a tojásméret a tojástömeg, a mikrotápanyag vagy hormonallokáció modulációján keresztül. (Harris & Uller 2009, Ratikanen & Kokko 2010). Az attraktívabb hímektől származó utódokba való nagyobb anyai befektetés az utódgondozást mutató fajok esetében a legegyszerűbben a hím által nyújtott közvetlen előnyökkel, például a jobb szülői gondoskodással, és ezáltal az utódok nagyobb esélyű túlélésével magyarázható (Norris 1990, Hill 1991). Azoknál a fajoknál, ahol a hím nem gondoz, az eltérő anyai allokáció adaptív hasznát elsősorban indirekt előnyök, vagyis az attraktívabb hím jó genetikai minősége („jó gén”) vagy nagyobb szexuális vonzereje („sexy son”) jelentik.

Az utóbbi évtizedben számos tanulmány foglalkozott az anyai hatások, illetve a differenciális allokáció témakörével, az eredmények azonban gyakran egymásnak ellentmondóak, és értelmezésük több szempontból is problematikus (Witte 1995, Mazuc *et al.* 2003). Ennek egyik oka lehet, hogy a legtöbb tanulmány a korrelatív megközelítést alkalmazott (pl. Palokangas *et al.* 1994), ilyen esetben a nem random pázás miatt lehetségesek olyan, a pázási mintázatot befolyásoló tényezők, amelyek az ivari jelzéssel összefüggnek, de nem kerülnek be az analízisekbe. A jelen vizsgálatban a manipulatív kísérletes megközelítésnek köszönhetően a zöld gyík nőtényeknek a hímek ivari szignálját

leszámítva random felkínált hímek közül kellett választaniuk, így az általam nem vizsgált, egyéb potenciális jelzések nem befolyásolhatták az anyai ráfordítást. Másrészt, sok esetben az anyai allokációt közvetlenül az utódok minőségével (valamely túlélést növelő életmenetkomponenssel) igyekeznek jellemezni, amely nem feltétlen következménye az elsődleges anyai ráfordításnak. Például több tanulmány is bizonyítja, hogy azoknál a fajknál, amelyeknél a nőtények egyazon szaporodási időszakban több hímrel is párzanak, az apa eltérő attraktivitása függvényében eltérő viabilitású utódok jöttek létre (Hasselquist *et al.* 1996, Kempnaers *et al.* 1997, Sheldon *et al.* 1997). Ezek az eredmények elsősorban madarak köréből származnak, amelyeknél nehéz elválasztani egymástól az utódgondozásból és a születés előtti anyai befektetésből eredő, utódok túlélését növelő hatásokat. Kék cinegénél (*Parus caeruleus*) például egy manipulált ivari szignál hatására a tojók eltérő etetési rátát mutattak, ami növelheti az utódok túlélési valószínűségét, de differenciális anyai befektetést nem sikerült kimutatni (Limboung *et al.* 2011). A zöld gyík nem utódgondozó, így az anyák által az utód számára biztosított teljes ráfordítást a tojásba allokált anyagok formájában kell megtennie. Továbbá, mivel a tojásokat szimultán rakja le, így a saját pillanatnyi kondíciója és fiziológiai állapota erősebb kényszert jelent, mint a szekvenciális tojásrakók esetében, ahol két tojás lerakása között újabb energia és/vagy mikrotápanyag felvétel valósulhat meg. Mindezek az utódok túlélésében megmutatkozó nagyobb varianciát eredményezik, ilyen rendszerekben pedig a differenciális allokáció nagyobb valószínűséggel fordul elő (Burley 1988).

A születés előtti anyai ráfordítást (fészekaljméret és tojásmínőség) kísérletes megközelítéssel több taxonon is vizsgálták. Ezekben a differenciális allokációra utaló eredményeket kaptak túlnyomórészt a hím testméretének függvényében madaraknál (Gil *et al.* 1999, Cunningham & Russell 2000) és halaknál (Kolm 2001), valamint a hím attraktivitása függvényében kétélűeknél (Reyer *et al.* 1999) és rovaroknál (Thornhill 1983). A hímek testmérete az én eredményeim szerint is fontos bélyeg a nőtény döntési mechanizmusa során, ugyanis mind a fészekaljméret, mind a tojástömeg pozitívan függött össze vele. Mivel a hímpárok testméret szerint lettek összeválogatva (2mm-es legnagyobb különbséggel), a kapott mintázat valamilyen előzetes (évek közötti) tapasztalat vagy genetikai meghatározottság jelenlétét sugallja, hiszen a nőtények a felkínált hímek testméretkülönbségének hiányában is eltérően allokáltak a fészekaljaikba attól függően, hogy a felkínált hímpár a természetben fellelhető testmérettartomány melyik részéből került ki. Más szóval, noha a nőtények kizárólag egy bizonyos mérettartományba tartozó hímek közül választhattak, mégis rendelkezettek előzetes tapasztalattal a természetben fellelhető méreteloszlásról, és a

potenciális párzópartner testméretét ennek megfelelően becsülték, és ez is befolyásolhatta az allokációjukat. Különösen fontos lehet a testméret a hüllőknél a kezdeti néhány éves életszakaszban, amikor az élethosszig tartó növekedés miatt ez egyúttal korjelző bélyegként is funkcionálhat (Andrews 1982). Az idősebb kor a viabilitás össze bélyegének bizonyult sok faj esetében (Kokko 1997), s mint ilyen, fontos döntési szempont lehet a nőstények számára az anyai befektetés beállítása során.

A hím színezetének mint ivari jelzésnek az anyai befektetést befolyásoló hatására kevés kísérletes vizsgálat talált bizonyítékot. Ezek közül egyes esetekben valamilyen mesterséges, a természetben nem előforduló, az attraktivitást mintegy véletlenül befolyásoló manipulációt alkalmaztak. A zebrapintynél (*Taeniopygia guttata*) például a nőstények kevesebb androgén hormont allokáltak az olyan hímeiktől származó tojásokba, melyek zöld gyűrűket viseltek a lábukon piros helyett (Gil *et al.* 1999). Szintén vannak példák valamilyen színes testfelület kiterjedtségének manipulálására. Egy tanulmányban a fűrgye gyík (*Lacerta agilis*) hímeinek szexuálisan szelektált, látható tartományú színezetét (zöld) manipulálták: a hímek oldalán látható zöld foltok kiterjedtségének manipulálásával, terepi kísérletek során tesztelték az anyai befektetést, és eredményeik szerint a megnövelt foltméret nagyobb átlagos fészekalj tömeget eredményezett (Olsson *et al.* 2005). Tudomásunk szerint ez utóbbi az egyetlen, a színezet valamiféle manipulálásával végzett kísérlet, amely differenciális allokációt mutatott ki hüllőknél, azonban a szaporodási mintázatok alakulását nem kontrollálták, így a differenciális allokációra a színezeten kívül egyéb faktorok is hatással lehettek, például a hímek egy általuk nem vizsgált morfológiai bélyeg. Ugyanakkor kizárólagosan a hím színezet spektrális jellemzőinek hatását az anyai befektetésre standard körülmények között egyetlen taxon esetében sem sikerült igazolni. A jelen eredmények azonban azt mutatják, hogy egy strukturális ivari szignál, a zöld gyík hímek UV reflektáciája közvetlenül befolyásolja a nőstények anyai ráfordítását, még a fészekaljméret limitáló hatása mellett is.

A nagyobb tojások rakása több módon növeli az utód minőséget: a nagyobb tojásokból kikelő utódok jobb túlélőképességet és nagyobb növekedési rátát mutatnak (Christians 2002, Krist 2011), ugyanakkor meg kell jegyezni, hogy a mikro- és makrotápanyagok mennyisége szintén növeli a tojásméretet és –tömeget, ami valószínűleg nagyobb mértékben befolyásolja az utódok túlélését, mint a tojás mérete önmagában, ami az utódok gyorsabb növekedési rátáját eredményezheti (Reed 2009).

A jelen vizsgálat kiderítette, hogy az UV-színezeti szignál intenzitása (mind relatív, mind abszolút értelemben) befolyásolta nemcsak a nőstényválaszt, hanem az anyai befektetés



mértékét is, nagyobb allokációt eredményezve az intenzívebb UV reflektanciájú hímek fészekaljaiba. Ezzel ismereteim szerint elsőként találtam közvetlen kapcsolatot egy ivari szignál és az anyai befektetés között. Továbbá, a pozitív differenciális allokáció meglétét igazoltam a szexuálisan szelektált színezeti jelzés alapján egy elterjedt gyíkfaj esetében.

## 6 Kitekintés

A hímek UV reflektanciájának a párválasztás során mutatott szerepét tesztelő kísérleteket érdemes lenne kiegészíteni terepi vizsgálatokkal is, amelyek során az apasági mintázatokat megismerhetném, és információt nyerhetnék az UV-színezetnek a szaporodási sikerre gyakorolt valós hatásáról.

A hím-hím versengéses vizsgálat eredményei arra utalnak, hogy a fajnál az UV-reflektancia a versengés kimenetét prediktáló bélyeg, azonban a kísérlet célkitűzései között nem szerepelt a bélyeg információtartalmának részletesebb megismerése, így nem tudom, vajon az UV-reflektancia a színezet viselőjének agresszivitását jelzi-e, vagy valamilyen, a fizikai összezapásban szintén fontos jellemzőt, például az állkapcsok izomzatának méretét vagy általában a fejméretet segíti megbecsülni, s így a harapási erő jelzője lehet. Mindkét elképzelés lehetséges, hiszen a zöld gyík hím-hím versengése során sokszor nem kerülnek közvetlen, fizikai összeütközésbe az egyedek. Ehelyett a versengés sok esetben ritualizált formában zajlik, és a színezet valóban jelezheti az ellenfelek számára azt a kockázati költséget, amelyet a viselővel való közvetlen fizikai kontaktusba kerülés jelenthet. Ennek vizsgálatára további, viselkedési elemeket is figyelembe vevő kísérletekre van szükség, ahol az egyes összezapásokban tanúsított agressziót kvantifikálni lehet, és ezek ismeretében vizsgálni a hímek UV-színezetét a versengés kimenetének függvényében. Az egyik lehetséges kérdés volna egy ilyen tesztben, hogy a hímek UV-reflektanciabeli különbsége prediktálja-e a versengés fizikai összeütközésig való fokozódását, vagyis a kisebb különbségek eredményeznek-e gyakoribb összezapást? Fontos lenne azt is megtudni, hogy az UV-színezet intenzitása összefüggésben áll-e a vér tesztoszteron szintjével.

A színezeti szignál költségvonzatára vonatkozó eredményeim példát nyújtanak a környezeti faktoroknak a szexuálisan szelektált bélyegekre gyakorolt hatására, mely szerint nemcsak a táplálkozási kondíció limitálhatja a bélyeg kialakulását, ahogy azt a legtöbb korábbi eredmény mutatta. A testtömeg-csökkenés a „magas hőmérséklet”/ „keves táplálék” kezelési csoportban ugyanis nem akadályozta meg a hímek intenzív színezetfejlését, ellentétben az „alacsony hőmérséklet”/ „magas táplálék” kezelési csoporttal, ahol a színezet alacsony intenzitású maradt a testtömeg növekedése ellenére is. Ez arra enged következtetni, hogy a zöld gyík UV-színezete kevés energiát és/ vagy tápanyagot igényel, és a fiziológiás állapot más komponensei hathatnak rá. További vizsgálatok szükségesek annak kiderítésére, vajon (i) az élettani állapot milyen aspektusát jelzi a nászidőszakban fejlesztett UV-színezet,

(ii) a melanin színezetnek, mint kriptikus szignálnak van-e szerepe a szexuális szelekcióban, (iii) vannak-e egyéb színezeti jellemzők, amelyek a kondícióban mutatkozó varianciát magyarázzák és (iv), a természetben az UV-színezet kialakulása összefüggést mutat-e a koratavaszi időjárással/ hőmérséklettel.

Az anyai befektetés tekintetében elsősorban a hímek UV jelzésein alapuló nőstény preferencia generációkon átívelő hatásait tervezem tovább vizsgálni. A preferencia hatására megnövekedő anyai befektetés sokszor pozitív hatással van az utódok túlélését befolyásoló tényezőkre, mint például a keléskori testtömeg és kondíció vagy a növekedési ráta, így az attraktívabb hímeiktől származó utódok jobb minőségűek lesznek. A jelen disszertációban közölt vizsgálat mintegy megállt a legegyszerűbb szinten: a tojások számának és méretének szintjén. A kísérletnek ugyanakkor részét képezte a tojások mesterséges kikeltetése, majd ezt követően az utódok morfológiájának, élettani teljesítményének és viselkedésének keléskori és korai növekedési szakaszbeli mérése is. Az adatok feldolgozása jelenleg is folyamatban van. Egy másik továbblépési lehetőséget jelent a tojásba alokált mikrotápanyagok megismerése, amelyet szintén célul tűztem ki a kutatás megkezdésekor, ezek értékelése szintén jelenleg is zajlik. Számos vizsgálat mutatta meg bizonyos antioxidánsok (pl. karotinok) szerepét a szülői ráfordítások és az eltérő utódminőség kapcsolatában, és felfedték a karotinok antioxidáns, embrióvédő és génexpresszió szabályozó hatását. Mivel hozzáférhetőségük limitált, a tojásba való alokálás komoly megterhelést jelent az anya számára, hiszen saját raktárait üríti ki a tojásban való felhalmozással, s így csökkenti a saját ellenállóképességét. A különböző attraktivitású hímeiktől származó fészekaljokban található tojások makro- és mikrotápanyagtartalmának minőségi és mennyiségi analízisével az anyai alokáció hosszútávú, a kelést követő növekedési periódusban várható hatásaira is következtethetünk, mint az eltérő apaságú utódok túlélése vagy immunaktivitása..

## Köszönetnyilvánítás

Az értekezés megszületéséig vezető úton sokan voltak a segítségemre, akiknek – ha nem is említem valamennyiüket név szerint – hálával tartozom a támogatásukért. Elsőként mondok köszönetet témavezetőimnek, Dr. Török Jánosnak és Dr. Herczeg Gábornak, akik tapasztalatukkal, iránymutatásukkal és kritikáikkal hozzájárultak a szakmai fejlődésemhöz, és végső soron az értekezés elkészüléséhez.

Török János „Tanár úr” azóta a témavezetőm, mióta először jelentkeztem szakdolgozónak az Állatrendszertani és Ökológiai Tanszékre. Mind a graduális, mind a doktori képzés ideje alatt teljes válszélességgel támogatott engem és más hallgatókat is, sokszor a témavezetői feladatokon túlmutatóan; az elméleti ismeretek átadásától kezdve a kísérlettervezésen és a logisztikán keresztül az élelmezésünkig. Egyéb feladatai mellett volt ideje - és persze lelkierője – megvitatni a felmerülő problémákat és új ötleteket. Nem csak szakmai tudása, de türelme és nyitottsága olyan témavezetőmmé tették ezek alatt az évek alatt, amilyenhez hasonló szeretnék lenni én is a jövőben.

Köszönettel tartozom Herczeg Gábornak elsőként azért, mert lehetőséget adott, hogy az OTKA pályázatának keretein belül végezhessem a vizsgálataimat, és támogatta a saját ötleteim megvalósítását is. Ambíciózussága és tapasztalata vitathatatlanul hozzájárultak kompetitív képességeim fejlődéséhez, és általa értékes tapasztalatokra tettem szert a koncepciók ütköztetése, és a publikálási stratégia alapvetően fontos tudományában.

Köszönöm továbbá PhD-s társamnak, kolléganőmnek, lakótársamnak, pszichiáteremnek és – legfőképpen – barátnőmnek, Molnár Orsolyának, amiért társam volt a nehézségekben és sikerekben, annyi időn keresztül. Átsegített a kétségbeesésen, és megoszthattam vele az örömeimet; és a tőle megszokott lelkesedéssel képviselte az ellentétes álláspontot gyümölcsöző és élvezetes koncepcionális vitáink során. Közös tapasztaltuk meg a kísérletezés és terepi munka kellemes és kellemetlen mozzanatait, és együtt váltunk diákból kutatóvá. Szerencsés vagyok, hogy mindezt volt kivel megosztanom, és bár most másfelé visz az utunk, remélem, hogy a barátság mellett lesz még módunk ismét együtt dolgozni.

Hálával tartozom családom valamennyi tagjának, amiért volt türelmük elviselni az óvoda óta tartó „állatdilimet”, és nem estek teljesen kétségbe, amikor végül nem egy „rendes szakmát” választottam az érettségi után. A szüleim minden elképzelhető módon, erkölcsileg, finánciálisan, és infrastrukturális szempontból is támogattak a tanulmányaimban.

Megengedték, hogy a házukat kutatóállomássá változtassam, és még mindig nem tagadtak ki, pedig előfordult, hogy a hűtőjük tele volt gyíkvérrel... Remélem, lehetőségem lesz viszonzni azt a sok szeretetet és türelmet, amivel rendhagyó életmódom kibontakozását figyelték, és elősegítették. Külön köszönetet mondanék nagyapámnak, Kiss Imrének, aki látközi képességével megjósolta az életem alakulását, amikor azt állította, hogy „ez a gyerek egyszer még biológus lesz”, és tartotta a hátát a család többi tagja felé a kígyók, békák, egerek, csigák és egyebek hazahurcolása miatt. Ő szerettette és ismertette meg velem a természetet, és indított el azon az úton, aminek most fontos állomásához érkeztem. Bár ő maga már sajnos nem tarthatja a kezében, az értekezésemet neki ajánlom.

Szeretnék köszönetet mondani a Viselkedésokológiai Csoport valamennyi tagjának, amiért a kérdéseimmel és problémáimmal fordulhattam hozzájuk, és (nem csak) szakmai tudásukkal, idejükkel a segítségemre voltak, a statisztikai kérdésektől kezdve a kísérlettervezésen keresztül a logisztikáig, és azzá a helyé tették a Tanszéket, ahová örömmel jártam dolgozni.

Végül, de nem utolsó sorban köszönetet mondok a Közép-Duna-völgyi Környezetvédelmi, Természetvédelmi és Vízügyi Felügyelőségnek, amiért engedélyével támogatta a kísérletek elvégzését (21765/2007, 15954-2/2008, 31870-3/2009), valamint az OTKA-nak, a kutatás finanszírozásáért (OTKA-F68403).

## 7 Irodalomjegyzék

- Adolph SC (1990) Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology* 71, 315–327.
- Alonso-Alvarez C, Doutrelant C, Sorci G (2004) Ultraviolet reflectance affects male-male interactions in the blue tit (*Parus caeruleus ultramarinus*). *Behav Ecol* 15, 805–809.
- Andersson M (1982) Sexual selection, natural selection and quality advertisement. *Biol J Linn Soc* 17, 375–393.
- Andersson M (1994) Sexual selection. Princeton: Princeton University Press
- Andersson, M. & Iwasa, Y. (1996) Sexual selection. *TREE* 11, 53–58.
- Andersson S (1999) Morphology of UV reflectance in a whistling thrush: implications for the study of structural colour signalling in birds. *J Avian Biol* 30, 193–204.
- Andersson S, Amundsen T (1997) Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proc R Soc Lond B* 264, 1587–1591.
- Andersson S, Örnborg J, Andersson M (1998) Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proc R Soc Lond B* 265, 445–450.
- Andersson S, Prager M (2006) Quantifying colors. *Bird coloration* 1, 41–89.
- Andrews RM (1982) Patterns of growth in reptiles. *Biology Rept* 13, 273–320.
- Angilletta MJ (2009) Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis. Oxford: Oxford University Press.
- Baird TA, Fox FS, McCoy K (1997) Population differences in the roles of size and coloration in intra- and intersexual selection in the collared lizard, *Crotaphytus collaris*: influence of habitat and social organization. *Behav Ecol* 8, 506–517.
- Bateman AJ (1948) Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2, 349–68.
- Bauwens D, Verheyen RF (1985) The timing of reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*: differences between individual females *J Herp* 19, 353–364.
- Bauwens D, Hertz PE, Castilla AM (1996) Thermoregulation in a lacertid lizard: the relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology* 77, 1818–1830.
- Beani L, Turillazzi S (1999) Stripes display in hover-wasps (*Vespidae: Stenogastrinae*): a socially costly status badge. *Anim Behav* 57, 1233–1239.
- Bendich A, Shapiro SS, (1986) Effect of b-carotene and canthaxanthin on the immune response of the rat. *J Nutr* 116, 2254–2262.
- Bennett ATD, Cuthill IC, Partridge JC, Maier EJ (1996) Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature* 380, 433–435.

- Bennett ATD, Cuthill IC, Partridge JC, Lunau K (1997) Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proc Natl Acad Sci USA* 94, 8618–8621.
- Berglund A, Bisazza A, Pilastro A (1996) Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biol J Linn Soc* 58, 385–399.
- Bernardo J (1996) Maternal effects in animal ecology. *Am Zool* 36, 83–105.
- Biard C, Surai PF, Møller AP (2005). Effects of carotenoid availability during laying on reproduction in the blue tit. *Oecologia* 144, 32–44.
- Birkhead TR, Fletcher F (1995) Male phenotype and ejaculate quality in the zebra finch *Taeniopygia guttata*. *Proc Roy Soc Lond B* 262, 329–334.
- Blaustein AR (1981) Sexual selection and mammalian olfaction. *Am Nat* 117, 1006–1010.
- Bleu J, Massot M, Haussay C, Meylan S (2012) Experimental litter size reduction reveals costs of gestation and delayed effects on offspring in a viviparous lizard. *Proc R Soc Lond B* 279, 489–498.
- Bloom CK, Gowaty PA (2004) Reproductive compensation for offspring viability deficits by female mallards, *Anas platyrhynchos*. *Anim Behav* 68, 985–992
- Bolund E, Schielzeth H, Forstmeier W (2009) Compensatory investment in zebra finches: females lay larger eggs when paired to sexually unattractive males. *Proc R Soc Lond B* 276, 707–715.
- Bonato M, Evans MR, Cherry MI (2009) Investment in eggs is influenced by male coloration in the ostrich, *Struthio camelus* *Anim Behav* 77, 1027–1032.
- Borgia G (1985) Bower destruction and sexual competition in the satin bowebird (*Ptilonorhynchus violaceus*). *Behav Ecol Sociobiol* 18, 91–100.
- Boulcott PD, Walton K, Braithwaite VA (2005) The role of ultraviolet wavelengths in the mate-choice decisions of female three-spined sticklebacks. *J Exp Biol* 208, 1453–1458.
- Bókony V, Garamszegi LZs, Hirschenhauser K, Liker A (2008) Testosterone and melanin-based black plumage coloration: a comparative study. *Behav Ecol Sociobiol* 62, 1229–1238.
- Burley N (1988) The differential allocation hypothesis: an experimental test. *Am Nat* 132, 611–628.
- Byers JA, Wiseman PA, Jones L, Roffe TJ (2005) A large cost of female mate sampling in pronghorn. *Am Nat* 166, 661–668.
- Byers JA, Byers AA, Dunn SJ (2006) A dry summer diminishes mate search effort by pronghorn females: Evidence for a significant cost of mate search. *Ethology* 112, 74–80.

- Bull JJ (1980) Sex determination in reptiles. *Q Rev Biol* 55, 3-21
- Calsbeek R, Sinervo B (2002) Uncoupling direct and indirect components of female choice in the wild. *Proc Natl Acad Sci USA* 99, 14897–14902.
- Catchpole CK (1987) Bird song, sexual selection and female choice. *TREE* 2, 94-97.
- Censky EJ (1995) Mating Strategy and Reproductive Success in the Teiid Lizard, *Ameiva plei*. *Behaviour* 132, 529-557.
- Charnov EL (1982) *The Theory of Sex Allocation*. Princeton: Princeton University Press.
- Christians JK (2002) Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biol Rev* 77, 1–26.
- Cooper WE Jr, Vitt LJ (1993) Female mate choice of large male broad-headed skinks. *Anim Behav* 45, 683–693.
- Cunningham JA, Russell AF (2000) Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature* 404, 74–76.
- Cuthill IC, Partridge JC, Bennett ATD (2000) Avian UV vision and sexual selection. In: Espmark Y, Amundsen T, Rosenqvist G (Eds) *Animal signals: signalling and signal design in animal communication*. pp 61–82, Tapir Academic Press, Trondheim.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: John Murray
- del Cerro S, Merino S, Martínez-de la Puente J, Lobato E, Ruiz-de-Castañeda R et al. (2010) Carotenoid-based plumage colouration is associated with blood parasite richness and stress protein levels in blue tits (*Cyanistes caeruleus*). *Oecologia* 162, 825-35.
- De Marco V, Guillette LJ (1992) Physiological cost of pregnancy in a viviparous lizard (*Sceloporus jarrovi*). *J Exp Zool* 262, 383–390.
- de Lanuza G, Font PE (2007) Ultraviolet reflectance of male nuptial colouration in sand lizards (*Lacerta agilis*) from the Pyrenees. *Amphibia-Reptilia* 28, 438-443.
- Delhey K, Peters A, Johnsen A, Kempenaers B (2007) Brood sex ratio and male UV ornamentation in blue tits (*Cyanistes caeruleus*): correlational evidence and an experimental test. *Behav Ecol Sociobiol* 61,853–862.
- de Lope F, Muller AP (1993) Female reproductive effort depends on the degree of ornamentation of their mates. *Evolution* 47, 1152-1160.
- Dely Ogy (1978) Hüllök - Reptilia. *Fauna Hungarica*.130, 1-120.
- Dierenfeld ES, Norkus EB, Carroll K, Ferguson GW (2002) Carotenoids, vitamin A, and vitamin E concentrations during egg development in panther chameleons (*Furcifer pardalis*) *Zoo Biol* 21, 295-303.



- Doucet S, Montgomerie R (2003) Multiple sexual ornaments in satin bowerbirds: ultraviolet plumage and bowers signal different aspects of male quality. *Behav Ecol* 14, 503-509.
- Edge R, McGarvey DJ, Truscott TG (1997) The carotenoids as antioxidants—a review. *J. Photochem Photobiol* 41B, 189–200.
- Ellingson JM, Fleishman LJ, Loew ER (1995) Visual pigments and spectral sensitivity of the diurnal gecko, *Gonatodes albogularis*. *J Comp Phys* 177, 559-567.
- Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197, 215–223.
- Endler JA (1980) Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 34, 76–91.
- Endler JA, Mielke PW (2005) Comparing entire colour patterns as birds see them. *J Biol Linn Soc* 86, 405–431.
- Evans MR, Norris K (1996) The importance of carotenoids in signalling during aggressive interactions between male firemouth cichlids (*Cichlasoma meeki*). *Behav Ecol* 7, 1–6.
- Figuerola J, Senar JC (2005) Seasonal changes in carotenoid- and melanin-based plumage coloration in the great tit *Parus major*. *Ibis* 147, 797–802.
- Finger E, Burkhardt D (1994) Biological aspects of bird colouration and avian colour vision including ultraviolet range. *Vision Res* 34, 1509-1514.
- Fisher HS, Rosenthal GG (2006) Female swordtail fish use chemical cues to select well-fed mates. *Anim behav*, 72, 721-725.
- Fisher RA (1915) The evolution of sexual preference. *Eugenics Rev* 7, 115-123.
- Fisher RA (1930) The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford.
- Fitze PS, Le Galliard JF, Federici P, Richard M, Clobert J (2005) Conflict over multiple-partner mating between males and females of the polygynandrous common lizards. *Evolution* 59, 2451–2459.
- Fitzpatrick S (1998) Colour schemes for birds: structural coloration and signals of quality in feathers. *Ann Zool Fennici* 35, 67–77.
- Fleishman LJ, Loew ER, Leal M (1993) Ultraviolet vision in lizards. *Nature* 365, 397
- Folstad I, Karter AJ (1992) Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *Am Nat* 139, 603–622.
- Font E, de Lanuza GP, Samperdo C (2009) Ultraviolet reflectance and cryptic sexual dichromatism in the ocellated lizard, *Lacerta (Timon) lepida* (Squamata: Lacertidae). *Biol J Linn Soc* 97, 766–780.
- Fuji R (1993) Cytophysiology of fish chromatophores. *Int Rev Cytology* 143, 191-255.

- Garamszegi LZ, & Møller AP (2004) Extrapair paternity and the evolution of bird song. *Behav Ecol*, 15, 508-519.
- García-Navas V, Ortego J, Sanz JJ (2009) Heterozygosity-based assortative mating in blue tits (*Cyanistes caeruleus*): implications for the evolution of mate choice. *Proc R Soc Lond B* 276, 2931-2940.
- Ghiradella H, Aneshansley D, Eisner T, Silberglied RE, Hinton HE (1972) Ultraviolet reflection of a male butterfly: interference color caused by thin-layer elaboration of wing scales. *Science* 178, 1214-1217.
- Gil D, Graves J, Hazon N, Wells A (1999) Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs. *Science* 286, 126-128.
- Goda M, Fujii R (1995) Blue chromatophores in two species of callionymid fish. *Zool Sci* 12, 811-813.
- Gowaty PA (2008) Reproductive compensation. *J Evol Biol* 21, 1189-1200.
- Gowaty PA, Anderson WW, Bluhm CK, Drickamer LC, Kim Y, Moore AJ\_ (2007) The hypothesis of reproductive compensation and its assumptions about mate preferences and offspring viability. *PNAS* 104, 15023-15027
- Grafen A (1990) Biological signals as handicaps. *J Theor Biol* 144, 517-546.
- Grether GF (1997) Survival cost of an intrasexually selected ornament in a damselfly. *Proc Roy Lond Soc B* 264, 207-210.
- Grether GF, Kolluru GR, Nersissian K (2004) Individual colour patches as multicomponent signals. *Biol Rev* 79: 583-610.
- Griggio M, Serra L, Licheri D, Monti A, Pilastro A (2007) Armaments and ornaments in the rock sparrow: a possible dual utility of a carotenoid-based feather signal. *Behav Ecol Sociobiol* 61, 423-433.
- Griggio M, Zanollo V, Hoi H (2010) UV plumage color is an honest signal of quality in male budgerigars. *Ecol Res* 25, 77-82.
- Hamilton PS, Sullivan BK (2004) Female mate attraction in ornate tree lizards, *Urosaurus ornatus*: a multivariate analysis. *Anim Behav* 69, 219-224.
- Hankison SJ, Morris MR (2003) Avoiding a compromise between sexual selection and species recognition: female swordtail fish assess multiple species-specific cues. *Behav Ecol* 14, 282-287
- Hargitai R, Török T, Tóth L, Hegyi G, Rosivall B, Szigeti B, Szöllösi E (2005) Effects of environmental conditions and parental quality on inter- and intraclutch egg-size variation in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Auk* 122, 509-522.

- Harris WE, Uller T (2009) Reproductive investment when mate quality varies: differential allocation versus reproductive compensation. *Phil Trans R. Soc. B* 364, 1039–1048.
- Hasselquist D, Bensch S, von Schantz T (1996). Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381, 229–232.
- Hettyey A, Baksay S, Vági B, Hoi B (2009a) Counterstrategies by female frogs to sexual coercion by heterospecifics *Anim Behav* 78, 1365–1372.
- Hettyey A, Hegyi G, Puurtinen M, Hoi H, Török J, Penn DJ (2010) Mate choice for genetic benefits: time to put the pieces together. *Ethology* 116, 1–9.
- Hettyey A, Vági B, Hévízi G, Török J (2009b) Changes in sperm stores, ejaculate size, fertilization success, and sexual motivation over repeated matings in the common toad, *Bufo bufo* (*Anura: Bufonidae*). *J Biol Linn Soc* 96, 361–371.
- Hettyey A, Vági B, Török J, Hoi H (2012) Allocation in reproduction is not tailored to the probable number of matings in common toad (*Bufo bufo*) males. *Behav Ecol Sociobiol* 66, 201–208.
- Hibbitts TJ, Whiting MJ, Stuart-Fox DM (2007) Shouting the odds: vocalization signals status in a lizard. *Behav Ecol* 18, 1169–1176.
- Hill GE (1991) Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature* 350, 337–339.
- Hill GE (2002) A red bird in a brown bag: the function and evolution of colorful plumage in the house finch. Oxford University Press, New York
- Houde, AE (1997) Sex, color, and mate choice in guppies. Princeton University Press, Princeton
- Huey RB, Kingsolver JG (1989) Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *TREE* 4, 131–135.
- Huey RB, Slatkin M (1976) Cost and Benefits of Lizard Thermoregulation. *Q Rev Biol* 51, 363–384.
- Hunt J, Bussière LF, Jennions MD, Brooks R (2004) What is genetic quality? *TREE* 19, 329–333.
- Hunt J, Brooks R, Jennions MD, Smith MJ, Bentsen CL, Bussière LF (2004) High-quality male field crickets invest heavily in sexual display but die young. *Nature* 432, 1024–1027.
- Hunt S, Cuthill IC, Bennett ATD, Griffiths R (1999) Preferences for ultraviolet partners in the blue tit. *Anim Behav* 58, 809–815.

- Imasheva AG, Loeschcke V, Zhivotovsky LA, Lazebny OE (1997) Effects of extreme temperature on phenotypic variation and developmental stability in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila buzzatii*. *Biol J Linn Soc* 61, 117–126.
- IUPS Thermal Commission (2003) Glossary of terms for thermal physiology. *J Therm Biol* 28, 75–106.
- Iwasa Y, Pomiankowski A, Nee S (1991) The evolution of costly mate preferences I. The 'handicap' principle. *Evolution* 48, 853–867.
- Jawor JM, Breitwisch R (2003) Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *The Auk* 120, 249–265.
- Jawor JM, Breitwisch R (2004) Multiple ornaments in male northern cardinals, *Cardinalis cardinalis*, as indicators of condition. *Ethology* 110, 113–126.
- Johnstone RA, Norris K (1993) Badges of status and the cost of aggression. *Behav Ecol Sociobiol* 32, 127–134.
- Kaplan RH (1992) Greater maternal investment can decrease offspring survival in the frog *Bombina orientalis*. *Ecology* 73, 280–288.
- Kemp DJ (2008) Resource-mediated condition dependence in sexually dichromatic butterfly wing coloration. *Evolution* 62, 2346–2358.
- Kemp DJ, Rutowski RL (2007) Condition dependence, quantitative genetics, and the potential signal content of iridescent ultraviolet butterfly coloration. *Evolution* 61, 168–183.
- Kempnaers B, Verheyen GR, Dhondt A (1997) Extra-pair paternity in the blue tit *Parus caeruleus*: female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behav Ecol* 8, 481–492.
- Keyser AJ, Hill GE (2000) Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behav Ecol* 11, 202–209.
- Kodric-Brown A, Brown JH (1984) Truth in advertising: the kinds of traits favoured by sexual selection. *Am Nat* 124, 309–323.
- Kodric-Brown A, Brown JH (1987) Anisogamy, sexual selection, and the evolution and maintenance of sex. *Evol Ecol* 1, 95–105.
- Kokko H (1997) Evolutionarily stable strategies of age-dependent sexual advertisement. *Behav Ecol Sociobiol* 41, 99–107.
- Kolm N (2001) Male size determines reproductive output in a paternal mouthbrooding fish. *Anim Behav* 63, 727–733.
- Kopena R, López P, Martín J (2009) Lipophilic compounds from the femoral gland secretions of male Hungarian green lizards, *Lacerta viridis*. *Z Naturforsch* 64, 434–440.

- Korsten P, Limbourg T, Lessells CM, Komdeur J (2007) Effectiveness of a commonly-used technique for experimentally reducing plumage UV reflectance. *J Avian Biol* 38, 399–403.
- Kotiaho JS (2000) Testing the assumptions of conditional handicap theory: costs and condition dependence of a sexually selected trait. *Behav Ecol Sociobiol* 48, 188–194.
- Kotiaho JS (2001) Costs of sexual traits: A mismatch between theoretical considerations and empirical evidence. *Biol Rev* 76, 365–376.
- Krebs JR, Davies NB (1981) *An Introduction to Behavioural Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Krist M (2011) Egg size and offspring quality: a metaanalysis in birds. *Biol Rev* 86, 692–716.
- Kwiatowski MA, Sullivan BK (2002) Geographic variation in sexual selection among populations of an iguanid lizard, *Sauromalus obesus* (= *ater*). *Evolution* 56, 2039–2051.
- Lannoo M (2008) *Malformed frogs: The Collapse of aquatic ecosystems*. Berkeley: University of California Press. pp 220–223.
- Lappin AK, Hamilton PS, Sullivan BK (2006) Bite-force performance and head shape in a sexually dimorphic crevice-dwelling lizard, the common chuckwalla [*Sauromalus ater* (= *obesus*)]. *Biol J Linn Soc.* 88, 215–222.
- LeBas NR, Marshall J (2000) The role of colour in signalling and male choice in the agamid lizard, *Ctenophorus ornatus*. *Proc R Soc Lond B* 267, 45–452.
- LeBas NR, Marshall J (2001) No evidence of female mate choice for a condition-dependent trait in the agamid lizard, *Ctenophorus ornatus*. *Behaviour* 138, 965–980.
- Li J, Zhang Z, Liu F, Liu Q, Gan W, Chen J, Lim MLM, Li D (2008) UVB-based mate-choice cues used by females of the jumping spider *Phintella vittata*. *Curr Biol* 18, 699–703.
- Lim MLM, Li D (2007) Effects of age and feeding history on structure-based UV ornaments of a jumping spider (Araneae: Salticidae). *Proc Roy Lond Soc B* 274, 569–575.
- Limbourg T, Mateman AC, Andersson S, Lessells CM (2011) Female blue tits adjust parental effort to manipulated male UV attractiveness. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271, 1903–1908.
- Lovern MB, McNabb FMA, Jenssen TA (2001) Developmental effects of testosterone on behavior in male and female green anoles (*Anolis carolinensis*). *Horm Behav* 39, 131–143.
- Loew ER, Govardovskii VI, Röhlich P, Szél A (1996) Microspectrophotometric and immunocytochemical identification of ultraviolet photoreceptors in geckos. *Vis Neurosci.* 13, 247–56.
- Loew ER, Fleishman LJ, Foster RG, Provencio I (2002) Visual pigments and oil droplets in diurnal lizards: a comparative study of Caribbean anoles. *J Exp Biol* 205, 927–938.

- López P, Martín J (2005) Chemical compounds from femoral gland secretions of male Iberian rock lizards, *Lacerta monticola cyreni*. Z Naturforsch 60, 632–636.
- López P, Amo L, Martín J (2006) Reliable signaling by chemical cues of male traits and health state in male lizards, *Lacerta monticola*. J Chem Ecol 32, 473–488.
- López P, Martín J, Cuadrado M (2004) The role of lateral blue spots in intrasexual relationships between male Iberian rock-lizards, *Lacerta monticola*. Ethology 110, 543–561.
- López P, Munoz A, Martín J (2002) Symmetry, male dominance and female mate preferences in the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. Behav Ecol Sociobiol 52, 342–347.
- Lowe ER, Houle D (1996) The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. Proc R Soc Lond B 263, 1415–1421.
- Lourdais O, Bonnet X, Doughty P (2002) Costs of anorexia during pregnancy in a viviparous snake (*Vipera aspis*). J Exp Zool 292, 487–493.
- Ludwig D, Rowe L (1990) Life history strategies for energy gain and predator avoidance under time constraints. Am Nat 135, 686–707.
- Magnhagen C (1991) Predation risk as a cost of reproduction. TREE 6, 183–186.
- Mappes J, Alatalo RV, Kotiaho J, Parri S (1996) Viability costs of condition-dependent sexual male display in a drumming wolfspider. Proc Royal Lond soc B 263, 785–789.
- Marco A, Chivers DP, Kiesecker JM, Blaustein AR (2010) Mate choice by chemical cues in western redback (*Plethodon vehiculum*) and Dunn's (*P. dunni*) salamanders. Ethology 104, 781–788.
- Martín J, Forsman A (1999) Social costs and development of nuptial coloration in male *Psammodromus algirus* lizards: an experiment. Behav Ecol 10, 396–400.
- Martín J, López P (2008) Female sensory bias may allow honest chemical signalling by male Iberian rock lizards. Behav Ecol Sociobiol 62, 1927–1934
- Martín J, López P (2009) Multiple color signals may reveal multiple messages in male Schreiber's green lizards, *Lacerta schreiberi*. Behav Ecol Sociobiol 63, 1743–1755.
- Martín J, López P (2010) Thermal constraints of refuge use by Schreiber's green lizards, *Lacerta schreiberi*. Behaviour 147, 275–284.
- Markow TA (2000) Forced matings in wild populations of *Drosophila*. Am Nat 156, 100–103
- Maynard Smith J (1982) Evolution and the theory of games. Cambridge, Cambridge University Press.
- Mays HL, Albrecht T, Liu M, Hill GE (2008) Female choice for genetic complementarity in birds: a review. Genetica 134, 147–158.

- Mazuc J, Chastel O, Sorci G (2003) No evidence for differential maternal allocation to offspring in the house sparrow (*Passer domesticus*) Behav Ecol 14, 340-346.
- McGraw KJ. (2003) Melanins, metals, and mate quality. Oikos 102, 402-406.
- McGraw KJ, Hill GE (2000) Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental coloration. Proc R Soc Lond B 267, 1525–1531.
- McGraw KJ, Mackillop EA, Dale J, Hauber ME (2002) Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. J Exp Biol 205, 3747–3755.
- Metcalf NB, Alonso-Alvarez C (2010) Oxidative stress as a life-history constraint: the role of reactive oxygen species in shaping phenotypes from conception to death. Funct Ecol 24, 984-996.
- Michl G, Török J, Péczely P, Garamszegi LZ, Schwabl H (2005) Female collared flycatchers adjust yolk testosterone to male age, but not to attractiveness. Behav Ecol 16, 383–388.
- Molnár O, Bajer J, Török, Herczeg G (2012) Individual quality and nuptial throat colour in male European green lizards J Zool 287, 233–239.
- Monaghan P, Nager RG, Houston DC (1998) The price of eggs: increased investment in egg production reduces the offspring rearing capacity of parents. Proc R Soc Lond B 265, 1731–1735.
- Moodie GEE (1972) Predation, natural selection and adaptation on an unusual threespine stickleback. Heredity 28, 155-167.
- Mousseau TA, Fox CW (1998) The adaptive significance of maternal effects. TREE 13, 403-407.
- Møller AP, de Lope F (1994) Differential costs of a secondary sexual character: an experimental test of the handicap principle. Evolution 48, 1676-1683.
- Navara KJ, Hill GE, Mendonca MT (2006) Yolk androgen deposition as a compensatory strategy. Behav Ecol Sociobiol 60, 392–398.
- Needham AE (1974) The Significance of Zochromes. New York, Heidelberg and Berlin: Springer-Verlag.
- Norris, KJ (1990) Female choice and the quality of parental care in the great tit *Parus major*. Behav Ecol Soc 27, 275–281.
- Oliphant LW, Hudson J (1993) Pteridines as reflecting pigments and components of reflecting organelles in vertebrates. Pig Cell Res 6, 205-208.

- Olsson M (1993) Nuptial coloration and predation risk in a model sand lizards, *Lacerta agilis*. *Animal Behaviour* 46, 410-412.
- Olsson M (1994) Nuptial colouration in the sand lizard, *Lacerta agilis*: an intra-sexually selected cue to fighting ability. *Anim Behav* 48, 607-613.
- Olsson M, Andersson S, Wapstra E (2011) UV-Deprived Coloration Reduces Success in Mate Acquisition in Male Sand Lizards (*Lacerta agilis*). *PLoS ONE* 6: e19360.
- Olsson M, Madsen T, (1995) Female choice on male quantitative traits in lizards—why is it so rare? *Behav Ecol Sociobiol* 36, 179-184.
- Olsson M, Madsen T (1998) Sexual selection and sperm competition in reptiles. In: *Sperm competition and sexual selection*, Eds. Birkhead TR, Moller AP, Academic Press, London
- Olsson M, Wapstra E, Uller T (2005) Differential sex allocation in sand lizards: bright males induce daughter production in a species with heteromorphic sex chromosomes *Biol Lett* 1, 378–380.
- Osorno JL, Morales J, Moreno J, Merino S, Tomás G, Vásquez RA (2006) Evidence for differential maternal allocation to eggs in relation to manipulated male attractiveness in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) *J Ornithol* 147, 605–611.
- Palokangas P, Korpimäki E, Hakkarainen H, Huhta E, Tolonen P, Alatalo RV (1994) Female kestrels gain reproductive success by choosing brightly ornamented males. *Anim Behav* 47, 443–448.
- Parker AR (1998) The diversity and implications of animal structural colours. *J Exp Biol* 201, 2343–2347.
- Parker AR, McKenzie DR, Large MCJ (1998) Multilayer reflectors in animals using green and gold beetles as contrasting examples. *J Exp Biol* 201, 1307–1313.
- Parker TH (2003) Genetic benefits of mate choice separated from differential maternal investment in red junglefowl (*Gallus gallus*). *Evolution* 57, 2157-2165.
- Pearn SM, Bennett ATD, Cuthill IC (2001) Ultraviolet vision, fluorescence and mate choice in a parrot, the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Proc R Soc Lond B* 268, 2273–2279.
- Penteriani V, Alonso-Alvarez C, del Mar Delgado M, Sergio F, Ferrer M (2006) Brightness variability in the white badge of the eagle owl *Bubo bubo*. *J. Avian Biol.* 37, 110-116.
- Peters A, Kurvers RHJM, Roberts ML, Delhey K (2011) No evidence for general condition-dependence of structural plumage colour in blue tits: an experiment. *J Evol Biol* 24, 976-987.
- Petrie M (1994) Improved growth and survival of offspring of peacocks with more elaborate trains. *Nature* 371, 598-599.



- Pialek J, Albrecht T (2005) Choosing mates: complementary versus compatible genes. *Trends Ecol Evol* 20, 63.
- Pomiankowski A, Iwasa Y, Nee S (1991) The evolution of costly mate preferences I. Fisher and biased mutation. *Evolution* 45, 1422-1430.
- Pough HF, Andrews RM, Cadle JE, Crump ML, Savitzky AH, Wells KD (1998) Temperature and Water Relations. In: Snively SL, Corey PF, editors. *Herpetology*. Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall.
- Price T, Schluter D, Heckman NE (1993) Sexual selection when the female directly benefits. *Biol J Linn Soc* 48, 187-211.
- Prum RO (2006) Anatomy, Physics, and Evolution of Structural Colors. In: Hill GE, McGraw KJ, editors. *Bird Coloration, Volume 1: Mechanisms and Measurements*. Cambridge: Harvard University Press.
- Prum RO & Torres R (2003) Structural colouration of avian skin: convergent evolution of coherently scattering dermal collagen arrays. *J Exp Biol* 206: 2409-2429.
- Prum, RO & Torres RH (2004) Structural colouration of mammalian skin: convergent evolution of coherently scattering dermal collagen arrays. *J Exp Biol* 207, 2157-2172.
- Prum RO, Cole JA & Torres RH (2004) Blue integumentary structural colours in dragonflies (Odonata) are not produced by incoherent Tyndall scattering. *J Exp Biol* 207, 3999-4009.
- Quarnström A, Forsgren E (1998) Should females prefer dominant males? *TREE* 13, 498-501.
- Quinn VS, Hews DK, Guyer C (2003) Positive relationship between abdominal coloration and dermal melanin density in phrynosomatid lizards. *Copeia* 4, 858-864.
- Ratikainen II, Kokko H (2010) Differential allocation and compensation: who deserves the silver spoon? *Behav Ecol* 21, 195-200.
- Reed WL, Clark ME, Vleck CM (2009) Maternal effects increase within-family variation in offspring survival. *Am Nat* 174, 685-695.
- Reyer H, Frei G, Som C (1999) Cryptic female choice: frogs reduce clutch size when amplexed by undesired males. *Proc Roy Soc Lond B* 266, 2101-2107.
- Rick IP, Bakker TCM (2008) UV wavelengths make female threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) more attractive for males. *Behav Ecol Sociobiol* 62, 439-445.
- Ricklefs RE (1977) On the evolution of reproductive strategies in birds: reproductive effort. *Am Nat*, 453-478.
- Rismiller PD, Heldmaier G (1988) How photoperiod influences body temperature selection in *Lacerta viridis*. *Oecologia* 75, 125-131.
- Roff DA (2002) *Life history evolution*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

- Rohwer S (1975) The social significance of avian winter plumage variability. *Evolution* 29, 593–610.
- Rohwer (1982) The evolution of reliable and unreliable badges of fighting ability. *Amer Zool* 22, 531–546.
- Roulin A, Jungi TW, Pfister H, Dijkstra C (2000) Female barn owls (*Tyto alba*) advertise good genes. *Proc Roy Soc Lond B* 267, 937–941.
- Ruby D (1984) Male breeding success and differential access to females in *Anolis carolinensis*. *Herpetologica* 40, 272–280.
- Ryan MJ (1992) The túngara frog: a study in sexual selection and communication. University of Chicago Press.
- Ryan MJ, Wilczynski W (1991) Evolution of intraspecific variation in the advertisement call of a cricket frog (*Acris crepitans*, *Hylidae*). *Biol J Linn Soc* 44, 249–271.
- Saino N, Bertacche B, Ferrari RP, Martinelli R, Møller AP, Stradi R (2002a) Carotenoid concentration in barn swallow eggs is influenced by laying order, maternal infection and paternal ornamentation. *Proc R Soc Lond B*. 269, 1729–1733.
- Saino N, Ellegren H, Møller AP (2003) No evidence for adjustment of sex allocation in relation to paternal ornamentation and paternity in barn swallows. *Mol Ecol* 8, 399–406.
- Saino N, Ferrari RP, Martinelli R, Romano M, Rubolini D, Møller AP (2002b) Early maternal effects mediated by immunity depend on sexual ornamentation of the male partner. *Proc R Soc B* 269, 1005–1009.
- Salvador A, Díaz JA, Veiga JP, Bloor P, Brown RP (2008) Correlates of reproductive success in male lizards of the alpine species *Iberolacerta cyreni*. *Behav Ecol* 19, 169–176.
- Salvador A, Veiga JP (2001) Male traits and pairing success in the lizard *Psammodromus algirus*. *Herpetologica* 57, 77–86.
- Saveliev SS, Bulakhova NA, Kuranova VN (2006) Reproductive activity of *Lacerta agilis* and *Zootoca vivipara* (Reptilia: Sauria: Lacertidae) in western Siberia. In: Vences M, Köhler J, Ziegler T, Böhme W (Eds) *Herpetologia Bonnensis II. Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica*, pp 133–137.
- Schwabl H (1993) Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *PNAS* 90, 11446–11450.
- Semple S, McComb K, Semple S, McComb K (2000). Perception of female reproductive state from vocal cues in a mammal species. *Proc Roy Soc Lond B* 267 707–712.
- Senar JC (1999) Plumage coloration as a signal of social status. In: Adams N, Slotow R, editors. *Proc Int Ornithol Congr* 22, 1669–1686.

- Senar JC, Figuerola J, Doménech J (2003) Plumage coloration and nutritional condition in the great tit *Parus major*: the roles of carotenoids and melanins differ. *Naturwissenschaften* 90, 234–237.
- Sheldon BC (1994) Male phenotype, fertility, and the pursuit of extra-pair copulations by female birds. *Proc Roy Soc Lond B* 257, 25–30.
- Sheldon BC (2000) Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *TREE* 15, 397–402.
- Sheldon BC, Merila J, Qvarnstrom A, Gustafsson L, Ellegren H (1997) Paternal genetic contribution to offspring condition predicted by size of a male secondary sexual character. *Proc Roy Soc Lond B* 264, 297–302.
- Siebeck UE (2004) Communication in coral reef fish: the role of ultraviolet colour patterns in damselfish territorial behaviour. *Anim Behav* 68, 273–282.
- Siefferman L, Hill GE (2005a) UV-blue structural coloration of male eastern bluebirds predicts incubation provisioning to females. *J Avian Biol* 36, 488–493.
- Siefferman L, Hill GE (2005b) Evidence for sexual selection on structural plumage coloration in female eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Evolution* 59, 1819–1828.
- Siegel HS (1980) Physiological stress in Birds. *Bio Sci* 30, 529–534.
- Sillman AJ, Govardovskii RJ, Röhlich JA, Southard A, Loew ER (1997) The photoreceptors and visual pigments of the garter snake (*Thamnophis sirtalis*): a microspectrophotometric, scanning electron microscopic and immunocytochemical study. *Journal of Comparative Physiology A* 181, 89–101.
- Simmons LW, Bailey WJ (1993) Agonistic communication between males of a zaprochiline katydid (*Orthoptera: Tettigoniidae*). *Behav Ecol* 4, 364–368.
- Sinervo B (1990) The evolution of maternal investment in lizards: an experimental and comparative analysis of egg size and its effects on offspring performance. *Evolution*, 279–294.
- Smith EJ, Partridge JC, Parsons KN, White EM, Cuthill IC, Bennett ATD, Church SC (2002) Ultraviolet vision and mate choice in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behav Ecol* 13, 11–19.
- Soler JJ, Aviles JM, Cuervo JJ, Perez-Contreras T (2007) Is the relation between colour and immune response mediated by nutritional condition in spotless starling nestlings? *Anim Behav* 74, 1139–1145.

- Stamps JA (1983) Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. In: Huey RB, Pianka ER, Schoener TW (Eds) Lizard ecology: studies of a model organism. pp 169–204, Harvard University Press, Cambridge
- Stapley J, Whiting MJ (2006) Ultraviolet signals fighting ability in a lizard. *Biol Lett* 22, 169–172.
- Stearns SC (1989) Trade-offs in life-history evolution. *Funct Ecol* 3, 259–268.
- Stevenson, RD (1985) The relative importance of behavioral and physiological adjustments controlling body temperature in terrestrial ectotherms. *Am Nat* 126, 362–386.
- Surai PF, Noble RC, Speake BK, (1996) Tissue specific differences in antioxidant distribution and susceptibility to lipid peroxidation during development of the chick embryo. *Biochim Biophys Acta* 1304, 1–10.
- Takeuchi IK (1976) Electron microscopy of two types of reflecting chromatophores (iridophores and leucophores) in guppy, *Lebistes reticulatus* Peters. *Cell Res* 173, 17–27.
- Thomas F, Jean-Francois G, Renaud F (2009) Ecology and Evolution of Parasitism. Oxford: Oxford University Press.
- Thornhill R (1983) Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *American Naturalist* 122, 765–788
- Tokarz RR (1995) Mate choice in lizards: a review. *Herp Monogr* 9, 17–40.
- Tomkins JL, Radwan J, Kotiaho JS, Tregenza T (2004) Genic capture and resolving the lek paradox. *TREE* 19, 323–328.
- Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man: 1871–1971* (pp. 136–179). Chicago: Aldine.
- Tuttle MD, Ryan MJ (1981) Bat predation and the evolution of frog vocalizations in the neotropics. *Science* 214, 677–678.
- Uller T, Eklf J, Andersson S (2005) Female egg investment in relation to male sexual traits and the potential for transgenerational effects in sexual selection. *Behav Ecol Sociobiol* 57, 584–590.
- Václav R, Prokop P, Fekiač V (2007) Expression of breeding coloration in European green lizards (*Lacerta viridis*): variation with morphology and tick infestation. *Can J Zool* 85, 1199–1206.
- Vértesy Z, Bálint Z, Kertész K, Vigneron JP, Lousse V, Biró LP. (2006) Wing scale microstructures and nanostructures in butterflies--natural photonic crystals. *J Microsc*. 224, 108–110.

- Vitt L, Congdon J (1978) Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *Am Nat* 112, 595–608.
- Vorobyev M (2003) Coloured oil droplets enhance colour discrimination. *Proc Roy Soc Lond B* 270, 1255-1261.
- Waldman B, Bishop PJ (2004) Chemical communication in an archaic anuran amphibian. *Behav Ecol* 15, 88-93.
- Warner DA, Shine R (2008) Maternal nest-site choice in a lizard with temperature-dependent sex determination. *Anim Behav* 75, 861-870.
- Weiss SL (2002) Reproductive signals of female lizards: pattern of trait expression and male response. *Ethology* 108,793-813.
- Weiss SL (2006) Female- specific color is a signal of quality in the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*). *Behav Ecol* 17, 726-732.
- Weiss SL, Kennedy EA, Safran RJ, McGraw KJ (2011) Pterin-based ornamental coloration predicts yolk antioxidant levels in female striped plateau lizards (*Sceloporus virgatus*) *J Anim Ecol* 80, 519-527.
- West-Eberhard MJ (1983) Sexual selection, social competition, and speciation. *Q Rev Biol* 58, 155–183.
- Wiens JJ (2001) Widespread loss of sexually selected traits: how the peacock lost its spout. *TREE* 16, 517-523.
- Whiting MJ, Stuart-Fox DM, O'Connor D, Firth D, Bennett NC, Blomberg SP (2006) Ultraviolet signals ultra-aggression in a lizard. *Anim Behav* 72, 353–363.
- Whiting MJ, Nagy KA, Bateman PW (2003) Evolution and maintenance of social status signalling badges: experimental manipulations in lizards, Pp 47–82. In S.F. Fox, J.K. McCoy, and TA Baird (eds.), *Lizard Social Behavior*. Johns Hopkins University Press.
- Williams GC (1966) Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am Nat* 100, 687-690.
- Williams TD (1994) Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biol Rev* 68, 35-59.
- Williams TD (2001) Experimental manipulation of female reproduction reveals an intraspecific egg size clutch size trade-off. *Proc Roy Soc Lond B* 268, 423-428.
- Witte K (1995) The differential-allocation hypothesis: does the evidence support it? *Evolution* 49, 1289–1290.
- Zahavi A (1975) Mate selection- a selection for a handicap. *J Theor Biol* 53, 205-214.

Zuk M, Kolluru GR (1998) Exploitation of sexual signals by predators and parasitoids. *Q Rev Biol* 73, 415-438.

## 8 Publikációk és kéziratok

### 8.1 A doktori értekezésbe foglalt közlemények

- Bajer K**, Molnár OR, Török J, Herczeg G (2010) Female European green lizards (*Lacerta viridis*) prefer males with high ultraviolet throat reflectance. *Behav Ecol Sociobiol* 64, 2007–2014.
- Bajer K**, Molnár OR, Török J, Herczeg G (2011) Ultraviolet nuptial colour determines fight success in male European green lizards (*Lacerta viridis*). *Biol Lett* 7, 866–868.
- Bajer K**, Molnár O, Török J, Herczeg G (2012) Temperature, but not available energy, affects the expression of a sexually selected ultraviolet (UV) colour trait in male European green lizards. *PLoS ONE* 7(3): e34359.
- Bajer K**, Molnár O, Török J, Herczeg G Male attractiveness and differential maternal investment in a lizard with sexually selected UV colour (*kézirat*)

### 8.2 Egyéb publikációk

- Molnár O, **Bajer K**, Herczeg G, Török J (2012) Individual quality and nuptial throat colour in male European green lizards *J Zool* 287, 233–239.
- Bajer K**, Molnár O, Hegyi G, Herczeg G, Laczi M, Török J (2010) Zöld gyíkok színezete és morfológiája: jelzések és funkciók. *Állattani Közlemények*, 94, 11–23.
- Ihász N, **Bajer K**, Kopena R, Molnár O, Herczeg G, Török J (2006) Szemben a ragadozóval- a zöld gyík (*Lacerta viridis*) búvóhelyközpontú menekülési stratégiája *Állattani Közlemények* 91, 127–138.

### 8.3 Konferenciák:

- Molnár O, **Bajer K**, Török J, Herczeg G: Individual quality and nuptial throat colour in the European green lizard (*Lacerta viridis*) 13<sup>th</sup> International Behavioural Ecology Congress (2010 szeptember 26-október 1, Perth, Ausztrália)
- **Bajer K**, Molnár O, Török J, Herczeg G: Environmental effects on ultraviolet (UV) colour development in male green lizards (*Lacerta viridis*) 13<sup>th</sup> International Behavioural Ecology Congress (2010 szeptember 26-október 1, Perth, Ausztrália)
- Herczeg G, **Bajer K**, Kopena R, Molnár O, Török J, López P, Martin J: See and smell: the role of ultraviolet colour and vitamin E secretion in mate preference of female

green lizards (*Lacerta viridis*) 13<sup>th</sup> International Behavioural Ecology Congress (2010 szeptember 26-október 1, Perth, Ausztrália)

- Molnár O, **Bajer K**, Herczeg G, Török J: Determinants of reproductive success in a territorial lizard (*Lacerta viridis*) 14<sup>th</sup> EMPSEB (European Meeting of PhD Students in Evolutionary Biology) konferencia előadás (2008. szeptember 8-13, Einsiedeln, Svájc)
- **Bajer K**, Molnár O, Herczeg G, Török J: Ultraviolet signals in mate choice and contest competition in a lizard 14<sup>th</sup> EMPSEB (European Meeting of PhD Students in Evolutionary Biology) konferencia előadás (2008. szeptember 8-13, Einsiedeln, Svájc)
- Molnár O, **Bajer K**, Herczeg G, Török J: Male quality and harem size in the green lizard (*Lacerta viridis*) 4<sup>th</sup> Meeting in Ecology and Behaviour: oral presentation (2008. április 14-17, Toulouse, Franciaország)
- **Bajer K**, Molnár O, Herczeg G, Török J: Ultraviolet affects female choice in green lizards (*Lacerta viridis*) 4<sup>th</sup> Meeting in Ecology and Behaviour: poster, (2008. április 14-17, Toulouse, Franciaország)
- Molnár O, **Bajer K**, Herczeg G, Török J: Male quality and harem size in the green lizard (*Lacerta viridis*) Conflict and Cooperation Workshop: oral presentation (2008. január 17-20, Debrecen)
- Molnár O, **Bajer K**, Herczeg G, Török J: Individual quality, parasites, home range: harem size at the green lizard 8th Behavioral Ecology Meeting: oral presentation (2007. november 8-11, Kolozsvár, Románia )
- Molnár O, **Bajer K**, Herczeg G, Török J: Individual quality, parasites, territory: harem at the green lizard (*Lacerta viridis*) 14<sup>th</sup> SEH (Societas Europea Herpetologica) poszter (2007. szeptember 13-14, Porto, Portugália)
- **Bajer K**, Molnár O, Herczeg G, Török J: An experimental test of sexual selection of colour and morphology in the green lizard (*Lacerta viridis*) 14<sup>th</sup> SEH (Societas Europea Herpetologica), poszter (2007. szeptember 13-14, Porto, Portugália)



## Összefoglaló

A szexuális szelekció olyan tulajdonságokat részesíti előnyben, amelyek segítségével az egyedek növelhetik a szaporodási sikerüket. A szaporodó egyedek saját minőségüket vizuális, akusztikus vagy olfaktórikus jelegek, illetve viselkedési formák segítségével jelezhetik. A jelzések őszinteségét a kialakításuk vagy fenntartásuk költségessége biztosítja, mivel csak a jobb minőségű egyedek képesek azokat intenzíven kifejleszteni. Az őszinte jelzések lehetőséget teremtenek a nőstényeknek a jobb minőségű szaporodó partner kiválasztására, és reprodukciós ráfordításukat is ennek becslése alapján tehetik meg. A különböző típusú színezeti jelzések eltérő költségeket rónak a viselőjükre, és így az egyedi minőség eltérő aspektusait jelezhetik. A karotin és melanin színezetek kialakításához különböző költségek társulnak. A strukturális színezet kialakításához a pigment alapúakkal ellentétben nem szükségesek pigmentmolekulák, így kialakításukat sokáig nem tartották költségesnek.

A hüllők körében az UV-érzékelés konzervatív tulajdonság, és sok faj ivari dikromatizmust mutat az UV tartományban. Vizsgálataimban manipulatív megközelítést alkalmazva teszteltem a zöld gyík hímek UV tartományú nárszínezetének szerepét az intra- és interszexuális szelekció, valamint az anyai befektetés során. Az UV-színezeti szignál költségvonzatainak feltárásához két alapvető környezeti faktor, a táplálék és a hőmérséklet hatását teszteltem az ivari jelzésen. Eredményeim szerint a hímek UV-színezete preferált jelzésnek bizonyult a nőstények párválasztása során, valamint prediktálta a hím-hím versengés kimenetét abban az esetben, ha a választó nőstények, illetve a versengő hímek feltehetően nem dönthettek egyéb morfológiai különbségek alapján. Az UV-színezet intenzitását a környezeti hőmérséklet befolyásolta, az energiabeviteltől függetlenül. Az anyai befektetés mintázatait a hímek UV-színezete befolyásolta, mivel a szisztematikusan kizárólag ebben a morfológiai bélyegben különböző hímek közül választott, preferált hímeiktől származó fészekaljakban a nőstények nehezebb tojásokat raktak. A hímek átlagos testmérete a fészekaljban található tojások számát is befolyásolta.

Elsőként találtam bizonyítékot az UV-színezet szerepére a nőstények párválasztásában egy hüllőfajnál olyan manipulatív megközelítéssel, amely az egyéb morfológiai jelzésektől függetlenül vizsgálta a színezet funkcióját. Továbbá, példát találtam arra, hogy egy UV-színezeti jelzés egyszerre játszhat szerepet mind a párválasztásban, mind a hím-hím versengésben, ami viszont a Fisher-féle szelekciótól eltérő kialakulást feltételez, és arra utal, hogy a jelzés valóban őszinte jelzés lehet. Ezt támasztja alá az az eredmény, hogy az UV jelzés kialakítása a magas hőmérséklet hozzáférhetőségétől, és így a magas élettani aktivitás

fenntartásától függ ennél az ektoterm gerincesnél. Ez ugyanis komoly költséget jelenthet egy olyan faj számára, amelyik a megfelelően magas élettani teljesítményhez szükséges testhőmérsékletet viselkedési termoregulációval éri el. Az UV-színezet az anyai befektetés mintázataira is hatással volt, ugyanis a nőtények a természetes tartományon belül manipulált UV-színezetre mutatott közvetlen preferencia alapján eltérően fektettek a fészekaljukba.

Mindezek tehát arra engednek következtetni, hogy a struktúrszínezeti jelzések a pigmentális színezettel összemérhetően költséges, őszinte jelzések lehetnek, és hatással lehetnek az anyai befektetés mintázataira is.

## Summary

Sexual selection favors traits that make individuals able to increase their reproductive success. Reproducing individuals can signal their mate quality through various visual, acoustic and chemical traits or behavioural displays. Honesty of those signals arises from the cost linked to development or maintenance, thus only individuals of better quality are able to bear intensive signals. With estimating honest signals, females are able to choose mating partners of better quality, and adjust their reproductive investment according to their choice of preference. Colour signals of different types can raise different costs, thus they can signal different aspects of individual quality. In contrast of pigment based colours, structural colours do not need pigment molecules, therefore they have previously been decided to be not costly.

All reptile species examined so far are capable of UV perception, and sexual dichromatism in the UV range is present in many taxa. In my studies, I used a manipulative approach to investigate the nuptial UV colouration of male European green lizards during intra- and intersexual selection and maternal investment. To investigate the costs of developing the UV signal, I tested the effect of two fundamental environmental factors, food and temperature, on the sexual signal. My results demonstrate that the UV colouration of males is preferred during female mate choice and it predicted the outcome of male contest when females and males could not make their decisions based on other morphological differences. Intensity of UV colouration was affected by environmental temperature, independently of food. Maternal investment was determined by the males' UV colouration, because males differed solely in this morphological character, and clutches sired by preferred males included heavier eggs. Clutch size was affected by the mean male body size.

This is the first study to find evidence for the role of UV colouration in mate choice in a reptile, using a manipulative approach in which the role of the colouration is tested independently of other morphological traits. Moreover, I have found an example that a UV trait can be important in both mate choice and male contest, suggesting that its evolution might be different of Fisherian runaway selection, and can be an honest signal. This concept is further strengthened by the result that the development of the UV signal depends on the availability of high temperature and thus high physiological activity in this ectotherm vertebrate. This can be of high cost in a species which reaches high body temperature by behavioural thermoregulation. UV colouration also affected maternal investment, as females

invested differently into clutches based on the direct preference showed for the UV colouration manipulated within the natural range.

Taken together, my results suggest that structural colour signals can be as costly as pigment based colours, thus, they can be honest signals affecting the patterns of maternal investment.